

Der Lebenszyklus von *Agroeca brunnea*
BLACKWALL (Araneae, Clubionidae) unter
besonderer Berücksichtigung des Kokonbau-
und des Häutungsverhaltens

(stark gekürzte Fassung)

DISSERTATION

zur Erlangung des Doktor-Grades
der Mathematisch - Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

Vorgelegt von

HELGA LÜTERS, geb. Dieck
aus Bremen

Göttingen 1966

Die Lehrsätze von der ...
BLACKWELL'S ...
besondere ...



Digitized by the Internet Archive
in 2026

Der Lebenszyklus von *Agroeca brunnea*
BLACKWALL (Araneae, Clubionidae) unter
besonderer Berücksichtigung des Kokonbau-
und des Häutungsverhaltens

(stark gekürzte Fassung)

DISSERTATION

zur Erlangung des Doktor-Grades
der Mathematisch - Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Georg-August-Universität zu Göttingen

Vorgelegt von

HELGA LÜTERS, geb. Dieck
aus Bremen

Göttingen 1966

107



Referent : Prof. Dr. Georg BIRUKOW

Korreferent : Prof. Dr. Peter AX

Tag der mündlichen Prüfung : 25. Februar 1966

Inhaltsübersicht

	Seite
A. Einleitung	2
B. Material und Methode	3
C. Beobachtungen und Versuche	4
I. Paarungsbiologie	4
1. Das Werbeverhalten	4
2. Spermanetzbau und Spermaaufnahme	6
II. Brutfürsorge	8
1. Der Bau des Kokons	8
2. Die Herstellung des Kokons	8
3. Die Struktur der Kokonwände	11
III. Versuche zum Kokonbau	14
1. Die Bauhandlungen vor der Eiablage	14
2. Die Bauhandlungen nach der Eiablage	17
3. Das Maskieren des Kokons	18
IV. Entwicklungsverlauf und Lebenszyklus	22
1. Die postembryonale Entwicklung	22
2. Die einzelnen Stadien und die Lebensdauer	24
3. Entwicklungszyklus und Überwinterung	26
4. Alternierende Populationen	29
5. Kopulationszeiten	30
V. Anmerkungen zur systematischen Stellung von <i>Agroeca brunnea</i>	31
D. Häutungsverhalten	33
I. Der Verlauf der Häutungen	33
II. Der Zeitpunkt der Häutungen	35
III. Die Ursache der hohen Sterblichkeit	36
IV. Einzelbeobachtungen unter normalen Bedingungen	37
E. Zusammenfassung	40
F. Literaturverzeichnis	42

Anhang : Abbildungen und Tabellen

A. Einleitung

Spinnen umgeben ihre Eier mit einem Gespinst. Dieses kann von primitivsten, nur aus wenigen Fäden bestehenden Formen bis zu äußerst komplizierten Gebilden reichen. Im ersten Fall ist ein notdürftiger Zusammenhalt der Eier gewährleistet und die Brut nur dadurch vor biotischen und abiotischen Einflüssen geschützt, daß das Gelege vom Weibchen bewacht oder in einem speziellen Eiernest untergebracht ist. Bei anderen Arten erreicht der Kokon eine Spezialisierung, die eine Bewachung überflüssig macht. In seltenen Fällen kann auch die doppelte Aufgabe des Kokons als Brutraum und Aufenthaltsort für die frischgeschlüpften Jungtiere in einer funktionellen Unterteilung des Gespinstes selber verwirklicht sein. Ausführliche Angaben über die verschiedenen Kokontypen finden sich u.a. bei HOLM (1941), MENCE (1866-77), NIELSEN (1932) und REIMOSER (1937).

Ein komplizierter Kokontyp begegnet uns bei der zu den Clubioniden zählenden Agroeca brunnea BLACKWALL. Das Gespinst ist seit langem unter der Bezeichnung "Feenlampchen" bekannt. (BLACKWALL, 1845; BERLAND, 1925; BLOMER, 1829; DAHL, 1908; FAGE, 1926; HASSELT, 1876, 1878, 1880; KIRBY, 1829; LABOULBENE, 1837; LUCAS, 1870; NIELSEN, 1932; PECKHAM, 1889; SAVORY, 1931; SCHAEFFER, 1905; WAGNER, 1894; WALCKENAER, 1837; WANDSWORTH, 1829). Die ausführlichste Darstellung über seinen Aufbau lieferten WAGNER (1894) und NIELSEN (1932). Über seine Entstehung fehlen aber bislang exakte Untersuchungen. Die Angaben von WAGNER beruhen auf bloßen Überlegungen.

Hauptziel der Untersuchungen war eine Analyse des kokonbauerhaltens. Darüber hinaus sollten Paarungsbiologie und Entwicklung sowie Ablauf und Steuerung der Hautungen durch Umweltfaktoren betrachtet werden.

Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. BIRUKOW, Herrn Prof. Dr. BRAUN (Mainz) und Herrn Dr. FUNKE, der die vorliegende Arbeit anregte, danke ich für die liebenswürdige Unterstützung meiner Untersuchungen. Fr. CHRYSANTHUS, O.F.M. Cap. und dem Capucijnen Seminarie Oosterhout, N.B., Niederlande, für die Hilfe beim Fang der Versuchsobjekte, meinem Mann für die Herstellung der Fotos.

B. Material und Methode

Die Versuchstiere bzw. ihre Ekokons stammen aus dem Bremer und Göttinger Raum von mit Buchen- und Nadelmischwald bestandenen sandigen und sandig-lehmigen Böden sowie von einem mit Brombeerstrauchern und Ginsterbüschen bewachsenen Grasstreifen am Wilhelmina-Kanal bei Oosterhout, N.B., Niederlande. Adulte Weibchen sowie Jungtiere wurden stets unter Büschen im Moospolster, im Fallaub, zwischen Graswurzeln oder unter Steinen gefunden. Adulte Männchen dagegen liefen, wahrscheinlich auf der Suche nach Weibchen, im Sonnenschein umher (Fangzeit: April).

Die Aufzucht der Jungtiere erfolgte einzeln in 5 ml-Gläsern mit perforiertem Schnappdeckel, deren Boden ca 10 mm hoch mit festgestopfter Watte bedeckt war. Ältere Entwicklungsstadien, von der 7.-8. Häutung an, hielt ich in Joghurt-Gläsern (Höhe 8 cm, Durchmesser 5 cm), deren Boden ebenfalls eine feste Watteschicht bedeckte. Als Unterschlupf diente den Tieren in den kleinen Gefäßen ein Filtrierpapierstreifen, in den größeren Behältern eine Tonscherbe.

Alle Stadien wurden täglich ausreichend mit Imagines von *Drosophila* gefüttert. Der sehr feucht gehaltene Watteboden der Zuchtgefäße und der bis auf wenige Luftlöcher feste Verschluss garantierten eine hohe und einigermaßen konstant bleibende relative Luftfeuchtigkeit. Adulte Tiere wurden in Kühlschrankschrankbehältern (Fläche 20 x 20 cm; Höhe 10 cm) einzeln gehalten. Der Boden der Behälter war mit Erde von der jeweiligen Fundstelle und mit Moospolstern bedeckt. Kokons konnten an kurzen, im Gefäß eingepflanzten Zweigen angesponnen werden. Die Beobachtung des Kokonbaus erfolgte bei normaler Deckenbeleuchtung, die keinerlei Einfluß auf das Verhalten der Tiere hatte. Das Paarungsverhalten beobachtete ich an in Kühlschrankschrankbehälter mit ebenem Sandboden umgesetzten Tieren.

Die fotografischen Aufnahmen wurden mit der Leica (Objektive $f = 24-135$ mm) gemacht. Die Ausleuchtung erfolgte mit Hilfe dreier Elektronenblitzgeräte mit insgesamt 4 Reflektoren; der Hintergrund wurde durch eine Metallfolie aufgehellt.

C. Beobachtungen und Versuche

I. Paarungsbiologie

1. Das Werbeverhalten

Die meisten Clubioniden zeigen kein besonderes Paarungsvorspiel. (MENGE, 1866-1877; BRISTOWE, 1929, 1930; BERLAND, 1925; GERHARDT, 1924, 1928). Nur bei Anyphaena accentuata WALCK. (BRAUN, 1958), Cheiracanthium spec. (GERHARDT, 1928) und bei Agroeca brunnea BLACKWALL (BRISTOWE, 1929, BERTRAU, 1880) sind entsprechende Verhaltensweisen bekannt. Bei Agroeca brunnea sind diese Angaben aber sehr unvollständig und teilweise sogar widersprüchlich.

Ich konnte bei Agroeca brunnea 4 voneinander abgegrenzte Werbephasen unterscheiden: das Fernvorspiel, das Nahvorspiel, die Vorphase der Hauptbalz und die Hauptphase der Hauptbalz. Das Männchen perzipiert ein reifes Weibchen bereits aus einiger Entfernung aufgrund der von diesem gezogenen Wegefaden. Es läuft an diesen entlang - an fadenfreien Stellen kreuz und quer - wobei die Vorderbeine mit hoher Frequenz (4/sec) auf und nieder schlagen (Fernvorspiel, Abb. 1). Hat es ein Weibchen ertastet, zuckt es zurück. Dann beginnt die Nahbalz mit erneutem Vorderbeinschlagen, Trippelbewegungen des 2. Beinpaares und langsamem Vorwärtslaufen und immer wieder ruckartigem Zurückweichen. Wird das Männchen nicht durch Bewegungen des Weibchens gestört, so krümmt es die Vorderbeine plötzlich in den Gelenken von Femur und Patella und von Tibia und Metatarsus rechtwinklig ab. Unter gleichzeitigem Senken des Körpers nach hinten reißt es sie wieder nach oben und streckt sie dabei weitgehend. Dabei werden Vorderbeine und Abdomen in Schwingungen versetzt. Der ganze Handlungsteil wiederholt sich innerhalb von 5-6 sec 4-5 mal (Vorphase der Hauptbalz).

Das Männchen krümmt die Vorderbeine jetzt erneut ein, reißt sie 2mal schnell hintereinander nach oben und zuckt gleichzeitig mit dem ganzen Körper zurück (Abb. 2). Nach 4-5 maliger

Niederholung werden die Vorderbeine unter Zittern der Metatarsen und Tarsen langsam gesenkt. Darauf werden die gewinkelten Beine kraftig nach hinten gerissen. Zugleich wird der Körper unter starkem Zittern kurz auf den Boden gepreßt und die Endglieder der Vorderbeine in Schwingungen versetzt. Die Tasterbulben betrommeln - deutlich hörbar - alternierend den Boden (Abb. 3).

Das Männchen rückt jetzt näher an das Weibchen heran und betrillert es mit den Vorderbeinen. Ist das Weibchen paarungsbereit, so preßt es sich dem Boden an und streckt die Vorderbeine weit vor. Das Männchen legt seine beiden Vorderbeine auf die entsprechenden Extremitäten des Weibchens. Es betastet und streichelt unter heftigen Zuckungen den weiblichen Vorderkörper. Plötzlich steigt es blitzschnell von vorn auf, wobei es intensiv mit den Tastern trommelt und mit seinem Körper stark zittert. Der Vorderkörper des Männchens befindet sich jetzt über dem Hinterleib des Weibchens. Bei der nun folgenden Kopula (einmal beobachtet) stellt sich das Männchen schräg, beugt sich abwärts, umklammert dabei mit allen Beinen den weiblichen Körper und führt seinen Taster in die Geschlechtsöffnung des Weibchens ein.

In dem geschilderten Fall kam es nicht mehr zum Einführen des 2. Tasters. Das Weibchen lief nach 1 1/2 min weg. Erst nach 2 min kollabierte die Hamatodocha des Männchens und der Kopulationsapparat wurde eingezogen. Eine noch unvollständigere Kopulation wurde in einem weiteren Fall beobachtet.

Bei vorzeitigem Abbruch der Balz - viele Weibchen laufen weg oder greifen an - gehen die Männchen zu Putzhandlungen über (intensives Aneinanderreiben der Beine einer Seite). Hierbei scheint es sich um eine Übersprunghandlung zu handeln, bei der entweder überschüssige sexuelle Erregung mangels adäquater Reaktionen gleichsam "abgeputzt" wird oder die einem Konflikt zwischen Furcht und sexueller Erregung entstammt (s.a. BRAUN, 1959).

Voraussetzung für das gesamte Paarungsverhalten des Männchens sind entweder die direkte Berührung mit reifen Weibchen oder der Kontakt mit ihren Wegefaden, die möglicherweise mit einem spezifischen Sexualduft imprägniert sind. Für subadulte Männchen stellen diese Faden keinen Signalreiz dar. Ähnliche

Beobachtungen machte ENGELHARDT (1964) bei Trochosa-Männchen.

2. Spermanetzbau und Spermaaufnahme

12-15 Tage nach der Reifehautung (selten früher oder später) bauen die Männchen zunächst ein Spermanetz, das etwa 5-6 mm lang und 3-4 mm breit ist und als zarter Teppich in einem Winkel von 50° zwischen Bodenoberfläche und einem etwas höher gelegenen Substratteil ausgespannt ist. Das Männchen preßt die Geschlechtsöffnung auf das Netz und setzt einen stecknadelkopfgroßen, milchigtrüben Spermatropfen ab, der dann von unten her - durch das Gewebe hindurch - mit den Tastern aufgesogen wird.

Von Zeit zu Zeit stellen die Männchen neue Spermanetze her und setzen Spermatropfen ab. Der Abstand von 10 Spermanetzbauten betrug bei einem Männchen zwischen dem 24.8.63 und dem 29.2.64 in Tagen : 19, 18, 16, 18, 19, 8, 8, 18, 12, 53. Nur vor dem letzten Netzbau hatte dieses Tier eine Kopula ausführen können. Ein anderes Männchen stellte in einem sehr kurzen Zeitraum (4.8.64--18.9.64) 25 Spermanetze her ohne jemals kopuliert zu haben. Zwei dieser Netze wurden sogar in einer einzigen Nacht angefertigt. Dies Männchen mit der abnorm hohen Netzbaufrequenz zeigte allerdings auch eine Abweichung vom normalen Sexualverhalten. Im Gegensatz zum normalen Agroeca-Männchen, das jeder Kopulation eine ausgiebige Werbung vorausgehen läßt, versuchte dieses Männchen stets sofort aufzureiten. Wurde es dabei vom Weibchen angegriffen, so begann es mit der l e t z t e n Balzphase. Offensichtlich verfügte dieses Männchen über ein Übermaß an sexueller Energie, dessen es sich durch eine sofortige Kopulation zu entledigen suchte.

Viele Tiere konnten sich bei der Reifehautung nicht vollständig ihrer alten Haut entledigen. Reife Männchen autotomierten dabei nicht selten einen oder beide Taster. Sie verhielten sich im folgenden bei Lokomotion und Nahrungsaufnahme völlig normal. Eines der Männchen mit nur einem Taster baute 42 Tage nach der Reifehautung (also wesentlich später als normale Tiere) ein Spermanetz. Tasterlose Tiere stellten niemals

derartige Gewebe her. Sie verhielten sich gegenüber allen Artgenossen stets wie subadulte Männchen oder Männchen ohne erst- Tasterfüllung. "gefadene" reife Weibchen wurden nicht beachtet. Die Gonaden dieser Männchen unterschieden sich - zumindest äußerlich - nicht von denen normaler Tiere.

Aus diesen Befunden ließen sich folgende Schlüsse ziehen : Die Reifung der Gonaden wird möglicherweise unter dem Einfluß eines Neurosekrets oder eines adäquaten Stoffes, der in den Tastern erzeugt wird, angeregt. Unter dem Einfluß dieser Mittlersubstanz findet neben der Spermatogenese auch die Produktion eines Sexualhormons statt, das das sexuelle Interesse des Männchens wachruft. Das Tier wird dann bestrebt sein, das leere Spermophor zu füllen. Nach erfolgter Kopulation wird die Netzbauhandlung wieder vom leeren Spermophor ausgelöst.

Fehlt einer der Taster, so wird die für die Spermatogenese usw. erforderliche Informationsstärke infolge der geringeren Menge der Mittlersubstanz erst später erreicht. Beim Fehlen beider Taster fehlen auch alle reafferenten Beziehungen und es kann weder zur Spermatogenese noch zur Produktion des Sexualhormons kommen. Das Männchen wird somit durch Amputation der sekundären Geschlechtsorgane zu einem Pseudokastraten.

Die regelmäßigen Spermanetzbauten der Männchen, die nicht kopuliert hatten, lassen vermuten, daß das Netzbauverhalten außer durch das leere Spermophor auch durch eine größere Menge reifer Spermien (gefüllte Leitungswege) und / oder einen Erregungsstau ausgelöst wird. Beim Überschreiten einer kritischen Grenze wird so eine normale Ejakulation ermöglicht. Die hohe Netzbaufrequenz der sexuell aktiveren Männchen ließe sich dann leicht erklären.

II. Brutfürsorge

1. Der Bau des Kokons

Agroeca brunnea baut ihre Kokons in der Regel an Grasern und Kräutern, an Zweigen von Bäumen und Strauchern bis höchstens 2 m über dem Boden, selten in Bodennähe oder unter Steinen.

Der kokon besteht aus dem glockenförmigen Hauptteil und dem Stiel. Der Stiel entspringt einem Wulst, der einer Haftplatte aufsitzt, die ihrerseits mit der Unterlage fest versponnen ist. Das ganze Gespinst ist in der Regel mit Sand, Erde, kleinen Steinchen oder mit Pflanzenteilen (Fichtennadeln oder dgl.) maskiert. Der Langsschnitt (Abb. 4) zeigt den genauen Aufbau des glockenförmigen Hauptteils.

2. Die Herstellung des kokons

Die Versuchstiere begannen mit dem Kokonbau stets zwischen Mitternacht und 5³⁰ Uhr morgens. Die Bautätigkeit dauerte höchstens 6 Stunden. Der erste Kokon wurde frühestens 30 Tage nach der Reifehautung hergestellt, aber der Tag der Bautätigkeit konnte nie vorherbestimmt werden. Lediglich der ungefähre Zeitraum war auf Grund des mehr oder weniger prallen Abdomens festzulegen.

Agroeca brunnea zeigt zunächst ein Appetenzverhalten, das auf einen passenden Ort ausgerichtet ist. Die Spinne läuft hierbei kreuz und quer, besteigt Halme, Zweige usw., betastet den Untergrund mit den Vorderbeinen und spreizt diese - wie zum Messen irgendwelcher Abstände - hin und wieder weit auseinander frei in die Luft.

An einer geeigneten Stelle beginnt sie, stets an der mehr nach unten gerichteten Seite des Zweiges, mit dem Bau der Haftplatte. Unter Auf- und Abschwingen des Abdomens (1/sec) und unter stetem, regelmäßigen Drehen des Körpers um die Hochachse trägt sie eine dünne Schicht Seide auf der Rundung des Zweiges auf. Diese Tätigkeit ist nach 7-26 min beendet. Die Haftplatte

ist 10 mm lang; sie umzieht dünne Zweige oder Grashalme fast vollständig (Abb. 5).

Kopfabwärts tupft die Spinne nun wie zuvor Fadenschlingen an einer Stelle der Haftplatte auf. Es entsteht innerhalb von 5-14 min ein Wulst, der schrag nach unten gerichtet ist (Abb. 6). Das Tier hängt sich jetzt mit der Bauchseite nach oben unter den Wulst und baut das Kokonstielchen (Abb. 7).

Im Gegensatz zu den regellosen Spinnbewegungen der bisherigen Arbeitsgänge verläuft der weitere Bau des Kokons nach folgendem Schema: Das Tier bringt die Fadenschlingen (6 Tupfer/sec) an den Randern der Wulstspitze an, alle weiteren Fadenschlingen nur an schon vorhandenen, nie aber in der Mitte des entstehenden Gebildes. Die Palpen liegen dabei ständig auf dem Stielchenrand (Tastkontrolle). Regelmäßig wechseln Tupfer am Rande des Stielchens mit tupfenden Bewegungen auf seiner Außenseite ab, die über den Wulst hinaus bis zur Haftplatte führen. So entsteht schließlich ein langgestreckter, nach unten weisender, innen hohler, dünner Schlauch, der außen zusätzlich verstärkt ist.

Beim Spinnen am Stielchenrand macht das Tier einen Schritt nach rechts (links) und bringt eine Fadenschlinge an, der unter seitlichem Schwenken des Abdomens drei weitere folgen. Darauf wird das Abdomen unter viermaligem Tupfen nach links (rechts) geführt und dann erfolgt erneut ein Schritt nach rechts (links), usw. Die Drehrichtung kann sich im Laufe der Zeit mehrmals ändern. Für eine volle Drehung werden in der Regel 3 Schritte benötigt. Die Tätigkeit des vorderen und mittleren und des hinteren Spinnwarzenpaares ist deutlich sichtbar verschieden (Beobachtung durch Leitz-Spiegelreflexansatz "Visoflex", Vergrößerung 8 X). Während durch die vorderen und mittleren Spinnwarzen beim Tupfen Gerüstfaden in vertikalen Zick-Zack-Bahnen gezogen und diese mit einer großen Anzahl feinsten Faden miteinander versponnen werden, ziehen die hinteren Spinnwarzen dicke klebrige, leicht gekräuselte Faden. Diese verlaufen quer zur Längsachse des Kokons und winden sich in einer flachen Spirale abwärts. Auf diese Weise entsteht ein Gewebe, das deutlich eine innere glatte und eine äußere wellige Schicht erkennen läßt. (Abb. 8).

Nach 3-17 min wird der Durchmesser des Stielchens vergrößert. Die Tupfer werden jetzt etwas nach außen versetzt angebracht.

Die Außenseite wird nicht weiter betupft, dafür aber die Innenseite. Es entsteht innerhalb von 10 min ein sog. Napf (Abb. 9). Für eine volle Drehung benötigt das Tier im ersten Napfdrittel 5, kurz vor Beendigung des Napfes 19-20 Schritte.

Nach 10-20 sec beginnt die Eiablage. Aus der Geschlechtsöffnung tritt ein dicker, gelblich-weißer Tropfen aus, der schnell anschwillt und dann plötzlich unter Hochschnellen des waagerecht gehaltenen Körpers in den Napf gedrückt wird. Dies wiederholt sich 2-3 mal. In der Eiablageflüssigkeit sind deutlich die stecknadelkopfgroßen, schwach gelblichen Eier zu erkennen. Die gesamte Eiablage dauert höchstens 1 1/2 min.

Während der ersten 60-90 sec nach der Eiablage werden Tupfer in der bereits geschilderten Weise nur auf der Eimasse aufgetragen und auf der gesamten Fläche mit Ausnahme eines zentralen Bereichs gleichmäßig verteilt (Abb. 10). Wie die Kontrolle unter dem Binokular (50 X) gleich nach Beendigung dieser Bauphase ergab, werden dabei fast immer nur die feinen, auch beim Bau der Innenschicht des Napfes verwendeten Faden aufgetupft. Es entsteht dadurch ein sehr feiner, den Eiern eng anliegender und von der Eiablageflüssigkeit durchtränkter Film, der innerhalb der nächsten Stunden zu einer pergamentartigen, dichten aber äußerst spröden Membran, der Zwischenwand, erstarrt.

Im Laufe der nächsten 22 min (Mittelwert) wird wieder am Napftrand getupft. Zunächst spinnen nur die hinteren Spinnwarzen Fadenbögen in Spiralen an den Napftrand, während die vorderen und mittleren Spinnwarzen mit feinen Faden versponnene Schlingen auf den dem Napf anliegenden Teil der Zwischenwand legen. In diesem etwa 0,5-0,7 mm breiten Abschnitt des Glöckchens kommt es dadurch zu einer Trennung von innerer und äußerer Schicht der Tapete. Der äußere Tapetenteil stellt hier die Verbindung zum Napf her, der innere Tapetenteil schützt dagegen die gegen Zugkräfte sehr empfindliche, da spröde Zwischenwand. Dadurch wird ein Abreißen vom Napftrand verhindert, wenn die Eier nach dem Eintrocknen der Eiablageflüssigkeit der Zwischenwand direkt aufliegen.

Um eine weitere Berührung mit den Eiern zu verhindern, werden nun zunächst die Faden schrag von außen auf den Rand aufgetupft, ehe sie wieder durch vertikales Heben des Abdomens angebracht werden. Dadurch entsteht der charakteristische Knick in

der Glöckchenwand. Bei einer vollen Umdrehung macht das Tier anfangs 20 Schritte. Im zweiten Drittel wird die Schrittzahl auf 16 verringert, während kurz vor Beendigung der Arbeit nur noch 12 Schritte erforderlich sind. (Abb. 11 u. 12).

Ist das Glöckchen etwa 6 mm lang, so bricht das Weibchen die Tätigkeit am unten offenen Hohlkörper ab und klettert unter rhythmischem seitlichen Hin- und Herschwenken des Abdomens vorwärts oder rückwärts auf der Außenseite des Kokons umher. Es zieht eine dichte Lage gerader Faden in Form von Kreisbögen oder liegenden Achten über Außenwand und Öffnung des Glöckchens. und schließt dadurch den Kokon. (Abb. 13). Stielchen und Haftplatte werden ebenfalls umspinnen. Häufig wird der ganze Kokon mit den Tarsen ergriffen und drehend umspinnen. Dabei wird das Stielchen vollständig verurteilt.

Das Umspinnen des Kokons dauert 4-26 min, die gesamte Spinn-tätigkeit 51-80 min. (s. Tab. 1). Nun laßt sich das Tier an einem raden auf den Boden herab oder läuft einfach am Zweig entlang nach unten und rennt einige Male in der Nahe des Zweiges hin und her, wobei es immer wieder mit den Vorderbeinen scharrt. Mit den ersten Beinpaaren kratzt es dann Erupartikel zusammen und stopft sie zwischen die Cheliceren. Dann besteigt das Tier "seinen" Zweig und verstreicht das inzwischen eingespeichelte Material unter rhythmischem Schwenken des Cephalothorax annähernd gleichmäßig auf dem Kokon (Abb. 14). Dies wiederholt sich, bis nach 3-4 Std die Herstellung des Kokons endgültig abgeschlossen ist. Das kokonbauverhalten erlischt spontan; das Tier beginnt sich zu putzen.

3. Die Struktur der Kokonwände

Wie die Beschreibung seiner Herstellung zeigt, sind im Agroeca brunnea-Kokon mindestens vier Textur-Muster zu erwarten : das Gewebe von Haftplatte und Wulst, das des Stielchens, des Napfes und der Tapete, die Struktur der Zwischenwand und die der Außenwand.

Sowohl Wulst als auch Haftplatte bestehen aus Fadenschlingen,

die durch besonders dünne Fasern (erst bei 200facher Vergrößerung sichtbar) versponnen sind.

Außen unterscheidet sich das Stielchen nicht vom Wulst. Seine Innenseite besteht aber aus einer glatten, aus groben Zick-Zack-Fäden gebildeten Schicht, die ebenfalls mit einem Schleier feinsten Fäden bedeckt ist.

Der Wandung des Napfes fehlt die aufgetupfte Außenschicht aus unregelmäßigen Fadenschlingen. Sie ist hier ersetzt durch sich spiralförmig um die Längsachse des Napfes nach unten windende grobfädige Bögen. Innen ist diese Schicht mit vertikalen groben Zick-Zack-Fäden und einem Fadenschleier bedeckt.

Soweit stimmt die Napfwandung auch mit der der Tapete überein. Die Innenseite des Napfes ist aber zusätzlich von einer Auspolsterung bedeckt, die aus zahlreichen Einzelschichten besteht. Nach der Eiablage zeigt dieser Napfboden neben einer oberflächlichen Pergamentierung auch eine sekundäre Lehnung, wie seine Faltelung zeigt (Abb. 16).

Die Zwischenwandfäden haben zunächst eine außerordentliche Zugfestigkeit, später jedoch ist die Zwischenwand pergamentartig, sehr dicht und spröde und zerreißt schon beim vorsichtigen Zupfen; sie hält aber ohne weiteres dem Druck von häufig bis zu 60 Eiern stand. Mit bloßem Auge ist von den Einzelfäden nichts zu erkennen; das Gewebe sieht eher einem porösen Papierbrei ähnlich. Erst bei 1600facher Vergrößerung sieht man ein Gewirr feiner Fäden, deren Verlauf im Einzelnen jedoch schwer zu verfolgen ist, da die Zwischenräume zwischen den Fäden mit einer amorphen Masse ausgefüllt sind. Nur in der Umgebung der Poren und an den Abrißstellen des Gewebes sind die Einzelfäden deutlicher zu erkennen. In 70°C warmem Wasser löst sich die Füllsubstanz und die Gewebetextur wird deutlich: sehr feine Fäden bilden ein enges Geflecht; der Einzelfaden weist in seinem Verlauf eine unterschiedliche Stärke auf, scheint also möglicherweise abgeplattet zu sein.

Für die beschriebene sekundäre Veränderung des Napfinnen-seiten- und des Zwischenwandgewebes muß die Eiablageflüssigkeit verantwortlich sein. Wahrscheinlich werden die Änderung der mechanischen Eigenschaften des Gewebes und die Dehnung des Gespinnstes durch chemische Einwirkung der Ablageflüssigkeit

auf die Eiweißstruktur der Spinnseide bewirkt.

Die Außenwand besteht aus groben ungekrauselten Faden, die einander regellos überkreuzen und in flachen Bögen verlaufen. Zwischen diesen Faden ist auch hier ein Gespinstschleier zu erkennen. Das Gewebe ist sehr dicht und hat infolge der starken Verfilzung der Faden wahrscheinlich eine große Reibfestigkeit.

III. Versuche zum Kokonbau

1. Die Bauhandlungen vor der Eiablage

Die erste Bauphase umfaßt folgende Teilhandlungen : 1) das Aufsuchen einer geeigneten Anheftungsstelle für den kokon, 2) das Spinnen einer Haftplatte, 3) die Erweiterung der Haftplatte zum Wulst, 4) das Spinnen des Stielchens und 5) den Bau des Napfes.

Das Kokonbauverhalten beginnt mit einer offenbar spontanen Stimmungsänderung. Zuweilen tritt nach kurzer Zeit ein erneuter Stimmungswechsel auf, der zum Abbruch der Tätigkeit führt. Künstlich konnte dies stets durch Störungen (z.B. starke Erschütterungen) bewirkt werden. Kam es verfrüht zum Austritt von Eiablageflüssigkeit, ohne daß die Eier abgelegt wurden, so erlosch die den Verhaltensweisen vor der Eiablage zugehörige kokonbaustimmung überhaupt. Auch das in den Fällen verfrühter Eiablage zu beobachtende Einsetzen der zweiten Bauphase (Tapetenbau) tritt hier nicht auf, so daß angenommen werden muß, daß die zweite Bauphase durch den Zustand "Eier im Ovidukt" verhindert wird und die erste Phase durch den Austritt von Ablageflüssigkeit bereits automatisch abgelaufen ist.

Der ersten Spinnhandlung geht immer ein längere Zeit dauern- des Betasten möglicher Bauzweige voraus, da für die Anbringung des kokons bestimmte Voraussetzungen vorhanden sein müssen. Es fiel auf, daß die Tiere stets nur an der geeigneten Seite des Zweiges mit der Anlage der Haftplatte begannen. Versuche zeigten, daß ein nicht geeigneter Zweig sowie ein geeigneter Zweig mit zu geringer Bodenfreiheit keinen Baureiz ausübte, während unter einer Tonscherbe in nur 2,5 cm Abstand vom Boden ein kokon angeheftet wurde. An diesem kokon waren allerdings zwei Bauelemente verändert worden : an eine normale Haftplatte schloß sich hier sofort das Stielchen an - es fehlte also der Wulst - und das Stielchen war sehr kurz. Durch das Auslassen bzw. die Verkürzung von Bauteilen gewann das Tier soviel Bodenfreiheit, daß es in seiner Tätigkeit nicht behindert wurde.

Da der Wulst also unter bestimmten Umständen fehlen kann, war festzustellen, ob es sich um eine spezielle Anpassungs-

scheinung bei Raummangel handelt oder ob der Wulstbau stets entfällt, wenn bestimmte äußere Bedingungen vorliegen.

Einer Spinne, die an geneigten Zweigen stets Wulste gebaut hatte, wurde ein senkrecht stehender Zweig angeboten, der kurz unterhalb seiner Spitze ein ca 5 mm langes, waagrechtes Ästchen hatte. Sie legte ihren kokon so an, daß die Haftplatte am freien Ende des waagerechten Zweiges gesponnen wurde. An dieser Haftplatte wurde das Stielchen direkt (ohne Wulst) angebracht. Der kokon hing allseitig frei herab. Einem anderen Tier wurde ein geneigter Zweig mit Haftplatte und Wulst (von einer anderen Spinne stammend) angeboten. Das Tier begann auf dem Wulst eine dünne Schicht Seide aufzutragen - offensichtlich eine neue Haftplatte - ohne jedoch die Form des Wulstes zu verändern. Dann wurde an der Wulstspitze in üblicher Weise das Stielchen angesponnen.

Daraus ergibt sich, daß der Wegfall des Wulstbaues keine Anpassung an zu geringe Bodenfreiheit ist, sondern daß der Wulst stets fortfällt, wenn die Anheftungsstelle waagerecht ist; er wird dagegen immer gebaut, wenn der kokon an einem geneigten Zweig angebracht werden muß, der keine Nebenäste oder andere waagerechte Anheftungspunkte hat.

Wie der Wulst, so soll auch das Stielchen den Abstand vom Bauzweig vergrößern. Je länger das Stielchen an einem geneigten Zweig ist, desto größer wird der für den kokonbau zur Verfügung stehende Arbeitsraum. Ist die Anheftungsstelle bereits waagerecht, so genügt ein kurzes Stielchen, da der Arbeitsabstand durch die Wahl der Anheftungsstelle von vornherein festgelegt werden kann. Erwartungsgemäß unterbrach im Versuch das Tier auch sofort seine Bautätigkeit, sobald die Neigung des Halmes verändert wurde und begann an einem anderen Zweig mit dem Neubau des Kokons.

Findet das Tier keinen über den Boden hinausragenden Gegenstand, so wird ein kokonbau überhaupt verhindert. Das Tier läuft dann nur stundenlang suchend im Terrarium umher, bis die Eier schließlich aus der Geschlechtsöffnung quellen. Erst dann wird im Leerlauf eine "Tapete" gesponnen. Ist der Boden nicht ganz eben, so wird eine Vertiefung im Boden aufgesucht oder z.B. an einem kleinen Moospflänzchen mit dem Bau der Haftplatte begonnen. Da-

bei wird eine annähernd kreisförmige Scheibe von ca 7 mm Durchmesser gesponnen, die besonders stark ausfällt (im Vergleich zu normalen Haftplatten). An ihrer unteren Seite wird ein Wulst und daran ein normalgroßer Napf angesponnen, der verhältnismäßig stark zur Seite geneigt ist. Nach der Eiablage folgt der Bau der Tapete und das Umspinnen, sowie die Maskierung mit Erde. Es entsteht ein vollständiger, wenn auch in der Form etwas abweichender Kokon.

Wird Agroeca brunnea beim Kokonspinnen gestört, so kann es einen neuen Kokon beginnen und ihn - im Gegensatz z.B. zu Cuppiennius salei (MELCHERS, 1963) in allen Phasen ausführen.

Die Bauhandlungen vor der Eiablage konnten durch Störungen sehr lange ausgedehnt werden. Ein Weibchen mit Spinnhemmung verbrachte einmal über 4, einmal 7 Stunden mit dem vergeblichen Bemühen, einen Behälter für die abzulegenden Eier zu spinnen. Dann traten die Eier aus und liefen den Zweig herab. Sie wurden nicht, wie bei Cyrtophora citricola (KULLMANN, 1961) beobachtet, mit Spinnfaden festgehalten.

Daraus ergibt sich, daß diese Spinnphase zeitunabhängig ist; die Eiablage erfolgt im Normalfall erst dann, wenn das Gespinst für die Aufnahme der Eier bereit ist.

Hat das Stielchen eine Länge erreicht, die ein unbehindertes Anbringen des Glöckchens erlaubt (Tastkontrolle), wird innerhalb 10 min der Napf gebaut; die Abweichung von diesem Mittelwert ist nicht sehr groß. Das würde für eine festgelegte Bauzeit sprechen. Bei einem Tier konnte - ohne experimentelles Eingreifen - beobachtet werden, daß beim Bau des Napfes trotz plötzlicher Spinnhemmung im Leerlauf weitergebaut ~~und~~ die Spinnbewegungen erst zu dem Zeitpunkt beendet wurden, an dem voraussichtlich im Normalfall der Napf fertig gewesen wäre. In diesen unvollständigen Napf wurden dann die Eier abgelegt. Andererseits wurde die Beobachtung gemacht, daß beim Napfbau ein Vielfaches der normalen Zeit vergeht, wenn das Tier von Zeit zu Zeit am Weiterbau gehindert wird. Die Spinne setzt die Arbeit dann stets an der Stelle fort, an der sie unterbrochen wurde, aber es dauert viel länger, bis der Napf seine definitive Größe erreicht hat. Das spricht gegen eine zeitlich festgelegte Bauhandlung, eher scheint

die Anzahl der aufgetragenen Tupfer ausschlaggebend zu sein.

Dem Napfbau haftet also offenbar größere Starrheit an als den vorausgegangenen Bauabschnitten. Während Wulst- und Stielchenbau stark von äußeren Bedingungen abhängig sind, läuft der Napfbau mehr automatisch ab.

Auch der Napfbau ist voll reproduzierbar, solange er noch nicht abgeschlossen ist. Im Gegensatz zum Stielchenbau ist das Tier in der Napfbauphase vollkommen unabhängig von der räumlichen Lage des Gebildes.

Während des Fotografierens kokonbauender Spinnen am geöffneten Behälter zeigte es sich, daß die Bautätigkeit eine ziemlich hohe Feuchtigkeitssättigung der Luft voraussetzte. Auffällig war jedoch, daß dies nur vor der Eiablage von Bedeutung war. Sollte der biologische Sinn dieser Erscheinung darin liegen, die zunächst ungeschützten Eier vor Austrocknung zu bewahren, so ist eine Kopplung dieser Verhaltensweise an die Phasen nach der Eiablage auch nicht unbedingt erforderlich, da sich die Luftfeuchtigkeit an der ausgewählten Stelle während des Kokonbaus nicht wesentlich ändern wird.

2. Die Bauhandlungen nach der Eiablage

Mit der Eiablage ist die erste Phase des Kokonbaus beendet. Es folgt der zweite Abschnitt, der mit dem Zwischenwand- und Tapetenbau beginnt und mit dem Umspinnen des Kokons endet.

Tapetenbauende Tiere, von ihrem Kokon abgenommen und auf den Boden gesetzt, ließen sich nicht in ihrer Tätigkeit stören, sondern tupften dort - jetzt mit der Bauchseite nach unten - weiter. Nach normaler Tapetenbauzeit beendeten sie ihre Tätigkeit. Auch Tiere, die infolge ständig sich wiederholender Störung vor der Eiablage nicht zum Kokonbau kamen, begannen sofort nach der Eiablage mit Tupfbewegungen auf dem Boden. Wurde aber ein Tier veranlaßt, seinen Kokon z.B. unter einer gewölbten Tonscherbe zu bauen, und der zur Verfügung stehende Bauraum wurde nach der Eiablage nach unten hin eingeengt, so schob sich das Tier soweit mit dem Vorderkörper auf den Kokon, daß die Spinnwarzen den Gespinstrand gerade noch erreichten. Erst nachdem es sein Pensum

"abgetupft" hatte, ging es zum Bau der Außenwand über.

Diese Beobachtungen zeigen, daß auch der Bau der Tapete anscheinend von der Anzahl der aufgetragenen Tupfer abhängig ist. Die Schwerkraft hat offenbar wenig Einfluß auf die Haltung des Tieres beim Tapetenbau und weder Eipaket noch Gespinst sind erforderlich, um den Tapetenbau auszulösen und fortzuführen, sie haben lediglich einen regulierenden Einfluß auf die Bewegungen.

beim ungestörten Kokonbau erfolgt das Spinnen der Außenwand sofort im Anschluß an den Tapetenbau. Bei einem Tier trat eine Spinnhemmung ein, nachdem die Eier abgelegt worden waren. Es machte dann normale Tapetenbaubewegungen und kletterte nach 25 min auf den nackten Eierballen. Dort begann es mit dem Hüllespinnen, indem es mit schwanzelnden Bewegungen auf den Eiern umherzulaufen begann. Der Vorgang dauerte etwa 30 sec, dann stieg das Tier auf den Boden herab und begann sich zu putzen. Es schloß sich nach einiger Zeit das Maskieren des "Kokons" an.

Das Hüllespinnen wird offenbar automatisch ausgelöst, wenn der Tapetenbau abgeschlossen ist, es scheint aber zu seiner Fortsetzung gewisser äußerer Reize zu bedürfen. Fehlen diese, so wird diese Phase zwar eingeleitet, aber dann nach kurzer Zeit abgebrochen. Ein Leerlaufhüllespinnen konnte in keinem Fall beobachtet werden.

3. Das Maskieren des Kokons

Nach der Seidenarbeit am Kokon beginnt das Tier mit der oft stunden dauernden Maskierung des Glöckchens. Der vor bzw. während der Eiablage erloschene Trieb, nach oben führende Gegenstände zu besteigen, tritt jetzt wieder in voller Stärke auf. Hindert man das Tier daran, auf den Kokon zu klettern, so grabt es zwar und schleppt auch zusammengescharstes Material umher, aber ein Maskieren im Leerlauf findet nicht statt. Nahm man einem maskierenden Tier den Kokon fort und setzte den Zweig samt Kokon an anderer Stelle wieder ein, so wurde der frühere Bauplatz nicht im mindesten beachtet. Das Tier fand seinen Kokon stets

nur durch Zufall wieder.

Einem Tier wurde nach Beginn der Maskierungsphase der Kokon weggenommen und durch einen fertig maskierten (vom gleichen Tier stammend) ersetzt. Dieser wurde nach einiger Zeit dann durch einen (ca 8 Tage alten) unmaskierten Kokon ausgetauscht. Nur das nichtmaskierte Glöckchen wurde von dem zurückkehrenden Tier bearbeitet. Wurde jetzt dieser Kokon gegen den eigenen, frischen ausgetauscht, bei dem, wie bei den älteren Kokons die Seide bereits bedeckt war, so setzte das Tier seine anfangs an diesem Kokon unterbrochene Tätigkeit fort. Die gleichen Versuche, mit vorjährigen Kokons ausgeführt, verliefen negativ: weder der nackte noch der maskierte ältere Kokon besaß Auslösefunktion.

Möglicherweise kann das Tier feststellen, daß bei dem älteren Kokon bereits eine fertige Schicht vorhanden ist. Ein Kokon, von dem soviel der alten Schicht abgekratzt worden war, daß sie gerade noch die Seide bedeckte, wurde jedoch nicht beachtet. Es muß also angenommen werden, daß stets dann weitergebaut wird, wenn entweder der Mörtel noch frisch ist, oder wenn die Spinne mit der Seide in Berührung kommt. Da mit Wasser angereicherte ältere Kokons keine Reaktion auslösten, wird nicht die Feuchtigkeit des frischmaskierten Kokons Auslösefunktion besitzen, sondern vom Speichel ausgehende Reize.

Daß ein anfangs nicht beachteter Kokon Auslösefunktion erhalten kann, zeigte sich, nachdem einer maskierenden Spinne unterhalb ihres eigenen Kokons ein maskierter älterer angeboten wurde. Er diente ihr solange als Detritusquelle, bis er nurmehr von einer dünnen Sandschicht bedeckt war. Dann wurde dieser Kokon mit Material vom Boden neu maskiert. Agroeca kann also (nicht zu alte) Kokons solange nicht wiedererkennen, wie die Seide unter der Sandschicht verborgen ist.

Die Form des Kokons hat keinen Einfluß auf das Maskierungsverhalten. Selbst unvollständige Kokons oder Haftplatten mit Wülsten wurden maskiert.

Die Teilhandlungen Graben und Transportieren sind nicht unbedingt an die Reihenfolge der Teilhandlungen des Kokonbaus gekoppelt. Mindestens einmal zeigte jedes der Tiere diese Verhaltensweisen schon bevor der erste Faden gesponnen worden war, nie aber wurde ein Tier in dieser Phase schon zum Maskieren be-

reits getupfter Haftplattenteile angeregt.

Auffallend war nun, daß diese Verhaltensweisen ausblieben, wenn die Eier aus dem Kokon herausgefressen worden waren. Dies gab zu der Vermutung Anlaß, daß hier das für das Maskieren benötigte Sekret verbraucht, bzw. eine weitere Sekretbildung verhindert wurde. Es zeigte sich, daß tatsächlich sowohl das Graben als auch der Materialtransport normal ausgelöst wurden, wenn man die Tiere am Fressen der Eier hinderte. Da beide Handlungen auch vor der Eiablage auftreten können, muß die Bildung des Sekrets schon zu Anfang der Bautätigkeit erfolgen. Graben und Transportieren werden im Normalfall solange unterdrückt, bis die Spinnarbeit abgeschlossen ist. Die Teilhandlung Maskieren kann dagegen erst nach der Eiablage erfolgen und bedarf dann eines bestimmten äußeren Reizes (frische Seide oder eingespeicheltes Maskierungsmaterial).

Die Untersuchung der im Freien gesammelten Kokons zeigt, daß die Detritusbedeckung von Fundort zu Fundort sehr unterschiedlich sein kann und sich jeweils ausschließlich nach der vorhandenen Bodenbedeckung richtet. Da Wasser mit Erfolg als Maskierungsmaterial angeboten werden konnte, scheint das Material keine besonderen stofflichen Qualitäten aufweisen zu müssen, noch spielt seine Farbe eine Rolle; es muß wohl lediglich transportabel sein.

Die Bedeutung einer optischen Tarnung scheint die Maskierung des Kokons nicht zu haben, da der Brutparasit dieser Spinne, die zu den Ichneumonidae gehörende Schlupfwespengattung Gelis (SELLAG, 1959, Abb. 12 a,b) den Kokon mit Sicherheit mit Hilfe ihrer chemischen Sinne aufspürt. Ein allzugroßer mechanischer Schutz ist auch nicht gegeben, da bis zu 60% der Kokons befallen sind. Immerhin besteht die Möglichkeit, daß ein solcher Schutz ehemals gegeben war, sich die Parasiten jedoch im Laufe der Zeit angepasst haben. Möglicherweise dient aber die Sandhülle dem Wasserhaushalt des Kokons. Zwar bietet die Seidenschicht bereits einen guten Schutz gegen Verdunstung (auch aus nicht-maskierten Kokons schlüpfen - zumindest in der Gefangenschaft - Jungtiere), jedoch ist eine zusätzliche Sicherung gegen extreme Bedingungen durchaus denkbar, zumal die Mörtelschicht offenbar

hygroskopische Eigenschaften besitzt (durch den Speichel?).

Da die Kokons möglichst an einem über den Boden sich erhebenden Gegenstand angebracht werden, könnte die Sandschicht auch als Wärmespeicher dienen, der die Sonnenwärme erst allmählich an das Kokoninnere weitergibt.

IV. Entwickungsverlauf und Lebenszyklus

1. Die postembryonale Entwicklung

Etwa 2-3 Tage nach der Umrollung - rund 16 Tage nach der Eiablage - streckt sich der bis dahin vollkommen kugelig eingewinkelte Embryo, bis Cephalothorax und Abdomen einen Winkel von 90° bilden. Die Beine sind ausgestreckt und liegen eng aneinander. Es lassen sich Pulsationen des Herzens, ca 130/min (24°C) erkennen. 12-16 Std später werden dann die Eihüllen gesprengt. Während des Schlüpfens erfolgt die erste, nicht wie HOLM (1941) meint, bereits die zweite Hautung. Die embryonale Exuvie verbleibt im Ei.

Das frischgeschlüpfte Jungtier (1. Postembryonalstadium) zeigt noch weitgehend embryonale Züge. Das Abdomen ist dorsal deutlich segmentiert, die Spinnwarzen sind noch funktionsunfähig, Borsten, Trichobothrien und Augen fehlen. Die Cheliceren tragen ein kräftiges Basalglied, die Klaue ist als stumpfer Höcker ausgebildet. Das Integument ist unpigmentiert.

Cephalothorax und Abdomen werden hin und wieder aneinandergeschlagen; vor der Stirn und in der Mitte des Cephalothorax treten in unregelmäßigen Abständen Pulsationen auf. Die Tiere sind aber sonst vollkommen bewegungslos. Die Beine liegen ursprünglich dicht nebeneinander; sie werden in zunehmendem Maße gespreizt und, ebenso wie die Cheliceren, lebhafter bewegt. Auch die Bewegungen von Cephalothorax und Abdomen nehmen an Intensität zu. Zu diesem Zeitpunkt ist bereits die nächste Hautung vorbereitet. Die alte Cuticula hebt sich immer mehr ab. Borsten und Augenanlagen des nächsten Stadiums schimmern durch. Am 2./3. Tag hautet sich das Tier.

Das Integument dieses 2. Postembryonalstadiums trägt einzelne Haare, die sich durch ihre hellgraue Färbung von dem sonst unpigmentierten Körper deutlich abheben. Die Spinnwarzen sind noch verhältnismäßig weit bauchständig und funktionsunfähig. Die Maxillen besitzen deutliche Serrulazähne. Die Chelicerenklaue trägt auf ihrer kräftigen Basalpartie eine lange, dünne, gleichmäßig gebogene Spitze; die hintere Klauenleiste ist ge-

zahn, auf dem Grundglied der Cheliceren stehen am vorderen Klauenfalzrand 2 Zähne, auf dem hinteren einer. Die Parsalklaue sind einfach und sehr zart. Das Abdomen ist noch deutlich segmentiert, der Dotter schimmert durch.

Zum ersten Mal treten Augen auf, die zunächst farblos sind, und von je einem halbmondförmigen Pigmentfleck umgeben sind (Abb.17). Sie werden im Laufe der nächsten Tage dunkel und die Pigmentflecken schließen sich zu Kreisen.

In diesem Stadium können die Spinnen bereits laufen. kurze Zeit vor der nächsten Häutung zeigt das Abdomen eine leichte Verfärbung, die sich unter dem Binokular als eine Ansammlung grauer Pigmentkörnchen erweist. Die Pigmentierung erfasst bald auch den Cephalothorax und die Beine.

Das 2. Postembryonalstadium (Abb.18) dauert 6-7 Tage, dann verlassen die Tiere die Eikammer und häuten sich in der Häutungskammer.

Die jungen Spinnen im 3. Postembryonalstadium ähneln bereits weitgehend adulten Tieren. Sie sind 1,0-1,2 mm lang. Der Cephalothorax ist farblos bis weiß-gelblich und ohne Zeichnung. Die Augen sind schwarz; sie stehen dichter beieinander als beim adulten Tier (Abb.17). Das Abdomen ist zunächst grau, nach der ersten Nahrungsaufnahme ist es mittelbraun gefärbt und hat an Umfang zugenommen. Die Beine haben eine weiße bis hellgraue Färbung.

Etwa einen Tag nach der Häutung verlassen die Pulli den Kokon (Beobachtung an unten aufgeschnittenen Kokons) an einer einzigen, nicht präformierten Stelle. Frühestens am dritten Tag nach Verlassen des Kokons beginnen sie Nahrung aufzunehmen.

Dieses Stadium dauert ca 16 Tage. Embryonale und postembryonale Entwicklung bis zum Verlassen des Kokons dauern - bei einer mittleren Temperatur von 23°C - 26-28 Tage.

Die natürlichen Beuteobjekte der Jungspinnen sind vermutlich vor allem kleine Arthropoden (u.a. Collembolen). Im Labor fütterte ich die Tiere mit Imagines von *Drosophila*.

Agroeca brunnea baut wie viele andere vagante Spinnen kein Fanggewebe. Sie lauert vielmehr frei auf dem Substrat auf ein Beuteobjekt. Agroeca lokalisiert das Beutetier offenbar vor allem mittels eines hochempfindlichen Vibrationssinns, vielleicht

auch durch Perzeption feinsten Luftbewegungen. Sie wendet sich ihm ~~dara~~ zu und bringt es mit schnellen, rafienden Bewegungen der Vorderbeine vor die Cheliceren. Die Beutefangreaktion läßt sich auch durch tote Objekte (vorbeirollende Wassertropfen) auslösen.

Größere Beutestücke werden mit den Palpen gehalten, und mit den Cheliceren durchgekau; dabei werden sie fast ständig gedreht. Bei frischgehauteten Jungtieren ist deutlich die Tätigkeit des Saugmagens während einer Pumpserie zu sehen (150-150/min). bei Nahrungsmangel können auch tote (frische) Fliegen ausgesogen werden. Bei regelmäßiger Fütterung fangen die Spinnen stets nur ein Beutetier, das sie dann sofort aussaugen. Nach längeren Hungerperioden wurden gelegentlich mehrere Fliegen getötet und erst dann nacheinander ausgesaugt. Artgenossen werden nur nach längerer Hungerzeit wirklich angegriffen und gefressen.

Das jeweilige "Revier" wird nach einem bestimmten Ritus verteidigt : es erfolgt ein Scheinangriff durch kraftiges Zucken des Körpers unter gleichzeitigem Hochreisen und anschließendem langsamen Senken des gestreckten ersten Beinpaares. Echte Attacken habe ich nur bei reifen, paarungsunwilligen Weibchen beobachten können, die trotz wiederholter Drohung immer wieder angebalzt wurden, ferner bei kokonbauenden Weibchen.

2. Die einzelnen Stadien und die Lebensdauer

Bis kurz nach der 3. Häutung, solange der Dottervorrat reicht, entwickeln sich die Jungtiere eines Geleges annähernd synchron. Dann aber machen sich individuelle Unterschiede bemerkbar, die umso auffälliger sind, je älter die Tiere werden: die Streuung des Abstandes zwischen zwei Häutungen nimmt zu (Abb.19). Während zu Anfang Tiere gleichen Alters auch im gleichen Häutungsstadium sind, kann der Unterschied gegen Ende der Entwicklungszeit u.U. 2 Häutungen betragen. Das scheint zum größten Teil wohl auf exogene Faktoren zurückzuführen sein. Eine Ausnahme bilden aber möglicherweise die sog. Schnellentwickler, bei denen der Häutungsvorsprung eher entwicklungsphysiologische Ursachen zu haben scheint.

Bei Temperaturen von durchschnittlich 20-22°C und guter Fütterung gehaltene Tiere, die im Juli den Kokon verlassen haben, erreichen in der Regel im November/Dezember das 7. Hautungsstadium, in dem erstmals ihre Geschlechtszugehörigkeit zu erkennen ist. Bei den Männchen ist der Tasterbulbus jetzt deutlich sichtbar angeschwollen. Bei den Weibchen treten als erste Andeutung der Epigyne 2 stark sklerotisierte, längliche Platten über der Mitte der Epigastralfurche auf (Abb. 20a). Nach der 8. Hautung ist der Bulbus der Männchen fast zur Endgröße angeschwollen. Seine Beborstung ist unverändert, es fehlt jetzt jedoch die unpaare Krallen an der Palpentarsusspitze; an ihrer Stelle befindet sich nur noch ein stark pigmentierter Fleck. Bei den Weibchen sind die beiden Chitinplatten miteinander verschmolzen. Vor dieser unpaaren Platte schimmert bereits die Anlage der Vulva durch die Haut hindurch (Abb. 20b).

Die neunte Hautung ist für die Männchen zugleich auch die Reifehautung. Mit ihr erhält der Taster seine endgültige Ausbildung (Abb. 21). Die Weibchen benötigen zur geschlechtlichen Reife ein Stadium mehr. Anstelle der unpaaren Chitinplatte treten jetzt 2 längsverlaufende Chitinleisten auf, die je einer zur Körpermitte hin ansteigenden Wölbung aufsitzen. Dazwischen, weiter kopfwärts, liegen 2 weitere Chitinleisten, die zur Epigastralfurche hin schräg aufeinander zulaufen. Das ganze befindet sich auf einem leicht gewölbten Schild, der die Ausdehnung der sich entwickelnden Vulva anzeigt (Abb. 20c).

Die Epigyne des reifen Weibchens besteht aus einer V-förmig geschwungenen Leiste. 2 kleine Vertiefungen am vorderen Rand der Epigyne dienen dem Männchen später bei der Kopulation zur Verankerung der Tibialapophyse des Pedipalpus. Die Vulva schimmert mehr oder weniger deutlich durch die Haut hindurch (Abb. 22).

Durchschnittlich 40 Tage nach der Reifehautung legen begattete wie unbegattete Weibchen die erste Eiserie im Kokon ab. Es folgen noch weitere Eiablagen. 10-14 Tage nach der letzten Eiablage sterben die Weibchen ab. Die Männchen lebten nach der Reifehautung im Mittel noch 100, max. 240 Tage, die Weibchen durchschnittlich nur 61. max. 110 Tage.

Wie alle Spinnen weist Agroeca ein außerordentliches Regenerationsvermögen auf. Gehen während der Entwicklungsperiode

Extremitäten verloren, so sind sie im allgemeinen nach der nächsten Hautung neugebildet, haben jedoch häufig eine geringere Größe, die aber im Verlauf weiterer Hautungen ausgeglichen wird. Kommt es nach der 7. Hautung (nur dann?) zum Verlust von mindestens 3 Beinen, so verzögert sich der Reifeprozess zugunsten der Regeneration um eine Hautung, so daß z.B. Männchen erst nach der 10. Hautung geschlechtsreif werden.

3. Entwicklungszyklus und Überwinterung

Das Agroeca-Weibchen baut seine Kokons unter Freilandbedingungen in den beobachteten Gebieten zwischen Ende April und Anfang Juni. Die ersten Jungtiere schlüpfen, in Abhängigkeit von der Temperatur während der Entwicklungszeit (s. Tab.2) zwischen Ende Juni und Anfang Juli.

Die 1962 in der Gefangenschaft bei durchschnittlich 20-22⁰C gehaltenen Tiere machten Mitte Juli die 4. Hautung durch. Die 5. Hautung erfolgte Anfang August, die 6. Ende August/Anfang September. Dann gab es eine längere Pause und erst Ende November häuteten sich die Tiere zum 7. Mal. Im Oktober war die Häutungs-dichte geringer als in den anderen Monaten, da wohl wegen der geringeren Raumtemperaturen weniger Tiere häutungsreif wurden. Die 8. Hautung schloß sich im Dezember an, die 9. im Januar (1963). Vor der 10. Hautung waren alle Tiere gestorben.

Von den im folgenden Jahr (1963) aufgezogenen Tieren erlangten 2 Weibchen Ende Februar/Anfang März und 2 Männchen im Januar die Reife. Ein drittes Männchen, im Juli 1963 halberwachsen (7. Häutungsstadium) gefangen, wurde bereits im August des gleichen Jahres reif, Alle anderen Tiere gingen bei Häutungen zugrunde.

Da die reifen Weibchen zwar körperlich intakt waren und sich auch völlig normal verhielten, das zur Eiablage kommende Weibchen aber nicht zu ausreichender Seidenproduktion fähig war, scheint für die normale Entwicklung von Agroeca brunnea eine Winterruhe oder zumindest eine Zeit verminderter Aktivität nötig zu sein. Das zeigten auch Beobachtungen der folgenden

Entwicklungsperiode. Im Mai 1964 gefangene, halberwachsene Tiere, erlangten im August/September die Reife. Auch sie waren körperlich normal entwickelt und im Verhalten nicht gestört. Weibchen dieser Zucht konnten sogar einen normalen Kokon spinnen, jedoch wurden die Eier in einer sirupartigen Flüssigkeit abgelegt, die stets im Haarkleid des Tieres hängenblieb und das Tier dadurch in seiner Bewegungsfreiheit behinderte.

Obgleich diese Tiere mit Sicherheit als Jungtiere überwintert hatten, waren auch sie gestört. Nun werden wahrscheinlich im Herbst reifgewordene Weibchen erst Mitte des folgenden Jahres mit der Eiablage beginnen, da die Witterungsbedingungen zur Zeit der Reife bereits äußerst ungünstig sind. Die erste Eiablage erfolgt auch unter günstigsten Bedingungen frühestens 4 Wochen nach der Reifehäutung. Aus diesem Grund sind auch die erwachsenen Tiere unter natürlichen Bedingungen gezwungen, eine Ruheperiode durchzumachen. Allerdings scheint die vermutete Liapause nicht an ein bestimmtes Entwicklungsstadium gebunden zu sein, sondern wird durch die Temperaturerniedrigung erzwungen. Ein am 4. Mai 1963 gefangenes reifes Weibchen baute erst am 31. Mai den ersten Kokon. Es hatte mit einiger Sicherheit erst im Frühjahr 1963 die Reifehäutung durchgemacht. Ein am 17. März gefangenes Weibchen baute dagegen bereits nach 5 Tagen den ersten Kokon.

Da Agroeca brunnea-Weibchen bei gleichmäßig hohem Futterangebot, gleichbleibend guten Temperaturbedingungen und unter Ausschaltung der Winterruhe 7-9 Monate für die Entwicklung zum adulten Tier benötigen, werden Tiere im Freiland kaum in dem auf das Schlüpfen folgenden Sommer zur Eiablage kommen können. Unter natürlichen Verhältnissen findet die letzte Häutung vor der Winterruhe günstigstenfalls gegen Ende September statt. Weitere Häutungen werden wegen Futtermangel und zu geringer Temperatur erst im März/April folgen. Die Ruhepause dauert also ca 5 Monate. Unter optimalen Bedingungen darf man annehmen, daß die Tiere im 5. bis 6. Häutungsstadium in die Winterruhe gehen. Sie könnten dann bis Mitte Mai allerhöchstens 7 Häutungen hinter sich gebracht haben.

Diese Überlegungen decken sich recht gut mit den Beobachtungen im Freiland. Ein Vergleich der Durchschnitts-Außentemperaturen

ren (Wetteramt Bremen) 1963 mit den Durchschnitts-Raumtemperaturen (bei denen die Zuchten gehalten wurden) des gleichen Jahres zeigt, daß die Abweichung der tatsächlichen Häutungszeit von der theoretisch berechneten auf die im Freien bedeutend stärkeren Schwankungen von Tag- und Nachttemperatur zurückgeführt werden kann (Tab. 3). Die halberwachsenen Tiere wurden unter den günstigeren Gefangenschaftsbedingungen erst im Herbst (August/September) reif. Unter natürlichen Bedingungen wurden diese Tiere zu zunächst verlangsamer Weiterentwicklung (Gonadenreife) und bald zu völliger Inaktivität gezwungen sein (Oktober-Temperatur 1963 : Max 13°C; Min 5,8°C).

Man kann annehmen, daß sich die Entwicklungszeit von Agroeca brunnea über 2 Jahre erstreckt (Abb. 23): Da Agroeca brunnea ihre Kokons deutlich sichtbar anbringt, lassen sich aus der Zahl der Kokons Rückschlüsse auf die Größe der Population ziehen. Es war nun auffallend, daß sich die Kokondichte des Hauptfundplatzes (Kanal, Oosterhout) in den verschiedenen Beobachtungsjahren rhythmisch änderte. Die mir 1962 von Vater CHRY-SANTHUS zugeschickten und von diesem Fundort stammenden 9 Kokons konnten erst nach längerem Suchen gefunden werden. Während meines dortigen Aufenthaltes im Juni 1963 hingen dagegen teilweise 3 und mehr Kokons an einem einzigen Zweig oder Grashalm. Im Mai 1964 fand ich dort innerhalb von 10 Tagen nur 15 Kokons; die Dichte hatte sich auch bis zum Juni nicht wesentlich erhöht. Anfang Mai 1965 war dagegen bereits wieder eine für die Zeit große Kokondichte anzutreffen. Ende Juni war die Verteilung der Kokons der im Sommer 1963 beobachteten vergleichbar (CHRY-SANTHUS, schriftl. Mitt.). Außer den Verhältnissen im Sommer 1957 mit ebenfalls großer Kokonansammlung (CHRY-SANTHUS, mündl. Mitt.), ließen sich die der Jahre 1958-1961 leider nicht mehr nachweisen. Dennoch zeigen die vorhandenen Daten, daß alle 2 Jahre, -in dem beobachteten Gebiet in den Jahren mit ungerader Endziffer - ein auffallend starker Anstieg der Agroeca brunnea-Population zu verzeichnen ist. Das deckt sich mit der Berechnung der Entwicklungsdauer und der Tatsache, daß ich im Sommer 1964 in diesem Gebiet nur halberwachsene Tiere in größerer Anzahl und annähernd gleicher Entwicklungsstufe fand.

4. Alternierende Populationen

Die im Sommer 1964 aufgezogenen und in größeren Gruppen gehaltenen Tiere (Verlassen des Kokons am 29./30. Mai 1964), entwickelten sich trotz ausreichender Fütterung nicht gleichmäßig. Ca 7-8% hatten bereits nach verhältnismäßig kurzer Zeit einen grossen Hautungsvorsprung vor den Geschwistern. Vom 6. Juli an wurden die Tiere in ungefähr gleichgrossen Gruppen gehalten. Bei gleichbleibend guter Fütterung nahmen sie normal an Grösse zu. Die aussortierten Riesenexemplare hatten sich bereits ein 8. Mal gehäutet, während die Hauptmenge der Population erst 5 bis höchstens 6 Häutungen durchgemacht hatte. Diese "Schnellentwickler" schlossen bereits 100-140 Tage nach dem Verlassen des Kokons ihre Entwicklung mit der Reifehäutung ab und begannen im November/Dezember mit der Eiablage (Normale Entwicklungszeit, Winterruhe nicht gerechnet, ca 300 Tage). Unter natürlichen Bedingungen wären diese Tiere also in der Lage, bereits in dem auf das Schlüpfjahr folgenden Sommer Kokons zu bauen. Bis auf die zeitliche Verkürzung der Entwicklung unterschieden sich diese Tiere nicht von zweijährigen Exemplaren. Allerdings konnten auch sie keine normale Eiablageflüssigkeit bilden.

Das Verhältnis zwischen "Schnellentwicklern" und Normaltieren entspricht etwa dem der beiden alternierenden Populationen des Beobachtungsgebietes. Möglicherweise stammen die in den Jahren mit gerader Endziffer an diesem Fundort gebauten Kokons von solchen Schnellentwicklern, die eine von der Hauptpopulation zeitlich getrennte Nebenpopulation bilden. Bei den Nebenpopulationen wird es sich wohl kaum um in sich abgeschlossene Gruppen handeln, da es auch bei erblicher Fixierung der Entwicklungsgeschwindigkeit im nächsten Jahr zu einer Kreuzung beider Populationen kommen muß, da weder eine Isolierung beider Populationen durch räumliche Trennung noch eine Veränderung des Verhaltens festzustellen ist.

5. Kopulationszeiten

Reife Weibchen treten bereits kurze Zeit nach der Schneeschmelze bzw. nach Beendigung der Frostperiode im März auf. Lebende, wenn auch nicht mehr zur Bildung neuer Eier fähige Weibchen fand ich Anfang Juli (1963). Die Kokonbauserie scheint spätestens Mitte Juli beendet zu sein. Dann folgt ab Juli/August eine "agroecafreie" Periode, bis im September/Okttober einige wenige Weibchen und eine größere Anzahl Männchen aus Kokons des vorangegangenen Jahres die Reife erlangen (fang eines Parchens, das mir Herr Prof. Braun Ende September 1962 aus Mainz zuschickte).

Agroeca-Männchen erhielt ich sonst nur bei der Suche im Frühjahr. Wenn die Weibchen im Mai mit der Eiablage begonnen haben, scheinen die Männchen dagegen bereits gestorben zu sein.

Entwicklungszeit und Lebensdauer der adulten Tiere lassen erwarten, daß reife Männchen und Weibchen nur im Frühjahr und Herbst zusammen angetroffen werden können. Im Sommer treten dagegen nur mit der Eiablage beschäftigte Weibchen auf. Daraus folgt, je eine mögliche Kopulationszeit im Herbst und im Frühjahr. Da jedoch mit großer Sicherheit wegen der längeren Entwicklungszeit nur ein kleiner Teil der Weibchen bereits im 2. Herbst geschlechtsreif werden kann, wird die Hauptmenge der Tiere erst im folgenden Frühjahr zur Kopulation kommen können. Fangfallenuntersuchungen müßten demnach den stärksten Männchen-Zulauf im März/April zeigen, der der Weibchen müßte eine größere Streuung über die Monate April-Juli aufweisen. Tatsächlich haben langjährige Untersuchungen (TRETZEL, 1954) einen derartigen Fallenaufschlag gezeigt (Abb. 24).

In Gebieten mit alternierenden Populationen wäre das auf das Frühjahrsmaximum folgende Ansteigen der Dichte im Herbst dadurch zu erklären, daß die ersten Schnellentwickler reif werden. Im Herbst vor "Agroeca-Jahren" würden sich die Herbsttiere dann aus Schnellentwicklern und vorzeitig reifgewordenen Tieren der Hauptpopulation zusammensetzen. Ein stärkeres Ansteigen der Herbstkurve scheint nur durch das Einsetzen der winterlichen Kälte verhindert zu werden, so daß Herbst- und Frühjahrskurve nur verschieden große Teile einer zusammenhängenden Reifeperiode

darstellen. Aus diesem Grunde glaube ich sagen zu dürfen, daß Agroeca brunnea stenochron ist.

V. Anmerkungen zur systematischen Stellung von Agroeca brunnea

Betrachtet man das Verhalten von Agroeca brunnea und das - soweit bekannt - der anderen Familienvertreter, so lassen sich einige auffallende Unterschiede feststellen. Fast alle Clubioniden sind nachtaktiv. Das gilt (bes. in Gefangenschaft) im großen und ganzen auch für adulte Weibchen von A. brunnea, während adulte Männchen sowie Jungtiere beiderlei Geschlechts tag- und nachtaktiv sind.

Im Gegensatz zu allen anderen Clubioniden einschließlich Agroeca proxima (REIMOSER, 1937) baut Agroeca brunnea kein Wohngewebe.

Balzhandlungen zeigen neben Agroeca brunnea die Männchen von Cheiracanthium spec. (GERHART, 1926) und Anyphaena accentuata (BRAUN, 1958) aber nicht die Clubiona-Arten (n. BRAUN, 1958).

Eikokons von ähnlich kompliziertem Aufbau wie bei A. brunnea wurden vor allem für A. proxima beschrieben (NIELSEN, 1932). Auch die Kokons anderer Agroeca-Arten scheinen aus Stiel und Glocke zu bestehen (s. A. chrysea = A. cuprea; van HASSELT, 1886). Bei Cheiracanthium soll der Kokon mit einem kurzen Stiel in einem Ligewebe befestigt sein (n. REIMOSER, 1937). Die meisten Clubioniden-Kokons sind demgegenüber einfach gebaut, meist von linsenförmiger Gestalt und werden im Innern eines Gespinnstes angebracht, das dem Häufungsgewebe von Agroeca brunnea ähnelt. Der Kokon wird hier vom Weibchen bewacht.

Agroeca brunnea belauert, ähnlich wie Anyphaena accentuata (BRAUN, 1958) ein Beutetier, während sich die übrigen Clubioniden anschleichen. Auch ihr Habitus ist wie der der Gattungen Agrae-cina, Scotina, Liocranum und Zora eher lycosiden- als typisch clubionidenähnlich. Ein deutlicher Größenunterschied zwischen Männchen und Weibchen tritt bei Agroeca brunnea zutage.

Agroeca brunnea und Agroeca lusatica zeigen eine im Prinzip V-förmige Epigyne, die sich deutlich von der der übrigen Gattungen unterscheidet (LOCKET & MILLIDGE, 1951). Die Prae-Epigyne des

vorletzten Stadiums hat bei Agroeca brunnea die gleiche Grundform, wie die Epigyne der übrigen Agroeca-Arten (mit Ausnahme von A. lusatica) und der oben aufgezählten Gattungen. Es wäre daher denkbar, daß die Arten A. brunnea und A. lusatica phylogenetisch jünger sind als die anderen Agroeca-Arten (und die anderen Gattungen), wenn man voraussetzt, daß sie das Epigynengrundbild nur noch in ihrem letzten Jugendstadium, nicht aber als Adulte zeigen.

D. Das Hautungsverhalten

I. Der Verlauf der Hautungen

Man kann bei Agroeca brunnea deutlich zwischen dem Einspinnen in das Hautungsgewebe und den eigentlichen Vorvereitungen zur Hautung unterscheiden. Vor der 1. Phase wird die Nahrungsaufnahme eingestellt, jedoch sind dem Tier sonst keinerlei Veränderungen anzusehen. Ist es im Sommer und Frühherbst noch vergleichsweise einfach, eine mittlere Dauer des Aufenthaltes im Hautungsgewebe anzugeben, so streuen die Zeiten im Spätherbst und im Winter derartig stark um einen Mittelwert, so daß für das Einzel-Tier eine Voraussage nicht möglich ist. So konnte ich z.B. in den Wintern 62/63 und 63/64 eine große Zahl von Tieren beobachten, die sich 26 und mehr Tage im Hautungsgewebe aufhielten und sich erst nach dieser langen Zeit häuteten. Zwar verließen die Tiere das Gewebe auch manchmal kurzzeitig und es wurde gelegentlich wieder Beute gemacht, aber bei der nächsten Hautung konnte bei denselben Tieren u.U. nur ein Aufenthaltstag im Hautungsgewebe vorausgehen, so daß der lange Aufenthalt für die Tiere kaum obligatorisch ist.

Das Hautungsgewebe ist ein langliches, tönnchenförmiges Gebilde, mit einer Öffnung an jedem Ende. Seine Größe entspricht der Ausdehnung des bauenden Tieres. Das Gewebe besteht aus dickeren Gerüstfäden, die durch bogenförmig verlaufende, eine feste Decke bildende Fäden miteinander verbunden sind. Dazwischen bildet eine Vielzahl feinsten Fäden einen dichten, irisierenden Film.

Die Herstellung des Gewebes erinnert in ihren Bewegungen an den Bau der Außenwand des Kokons. Auch die Texturen beider Gewebe sind einander sehr ähnlich. Aus dem zunächst noch geschlossenen Tönnchen werden mit Hilfe der Cheliceren an den Enden die Öffnungen herausgebissen.

Das im Hautungsgewebe sitzende Tier zeigt von einem Tag auf den anderen eine schnell zunehmende Verfärbung über grau nach fast schwarz. Dies ist das erste sichere Zeichen der bevorstehenden Hautung, die meist 1-3 Tage nach Beginn der Verfärbung er-

folgt. Gleichzeitig schwillt das Abdomen so stark an, das seine Haut eine starke Straffung erfährt und matt glantz. bewegungs-fähigkeit und Spinnvermögen sind jedoch unverändert; es werden jetzt sogar in verstärktem Maße noch Ausbesserungen am Gewebe vorgenommen; eine Nahrungsaufnahme konnte allerdings in diesem Stadium nicht mehr beobachtet werden.

Etwa 2-3 Std vor der Hautung werden ein letztes Mal Ausbesserungs- bzw. Verstärkungsarbeiten am Gewebe vorgenommen, dann sitzt das Tier wieder in normaler Haltung im Gewebe. Die Hautungsstellung wird ohne besondere Vorbereitung eingenommen. Das Tier hängt sich meist an der Lecke des Gewebes auf und spinnt sich dort an. Es ist jedoch in der Lage, sich in jeder beliebigen Stellung zu hauen. Die Beinpaare I, II und III bilden einen "korb" um den Cephalothorax, während Beinpaar IV stark nach hinten abgespreizt wird. Nach einigen Minuten werden die Cheliceren mehrmals gespreizt und nach kurzer Zeit beginnt die alte Haut an der Stirnseite zu reißen. Alsbald hebt sich die Cephalothorax-Oberseite wie ein Deckel ab und klappt nach hinten. Gleichzeitig quellen die Beinansätze hervor, die Haut des Abdomens beginnt zu schrumpfen und unter abwechselndem beugen und strecken werden nach und nach die einzelnen Beinausschnitte sichtbar. Zuerst können die Cheliceren und die Palpen befreit werden, es folgt das 3. Beinpaar, dann die Beinpaare II, I und IV. Die Abdomenhaut hat sich mittlerweile vollständig nach hinten verschoben und bildet in der Spinnwarzenregion ein Knäuel. 5-6 min nach dem Aufreißen der Haut hängt das frischgehaute Tier, an der alten Abdomenhaut angesponnen, ruhig da. Die Beine liegen dicht aneinander und sind vollständig gestreckt. Dann werden sie etwa 4 min lang rhythmisch nach außen gespreizt und wieder in die Ausgangsposition zurückgebracht. Nun verharrt das Tier für etwa 1 min mit gespreizten Beinen. Dann beugt es plötzlich die Gelenke sehr stark. Nach einer weiteren Minute dreht es sich aus der bisherigen Rücken- in die Bauchlage und bleibt mit untergeschlagenen Beinen sitzen. Erst ca 30 min nach Beginn der Hautung wird die normale Körperhaltung wieder eingenommen. Die Tiere verlassen nach 2-3 Tagen das Gewebe.

II. Der Zeitpunkt der Hautungen

Hautungen finden zu jeder Tages- und Nachtzeit statt. Die meisten Tiere häuteten sich (trotz Einzelhaltung) aber ungefähr gleichzeitig, d.h. innerhalb weniger Stunden an ein und demselben Tag.

Im Jahr 1962 wurden die Hautungstermine aller - einzeln aufgezogenen - Tiere bis zu ihrem Tod durch tagliche Kontrollen festgestellt. Dabei zeigte sich, daß die meisten Hautungen im August und besonders im November innerhalb weniger Tage stattfanden. Im August häuteten sich die meisten Tiere am 5. oder 15. des Monats (Abb.25). Alle waren im Juli geschlüpft. Die Übereinstimmung der Hautungstermine kann nun aber nicht allein auf synchrone Entwicklung zurückgeführt werden. Das dürfte höchstens für Tiere genau gleichen Alters zutreffen.

Vergleicht man die Hautungsverteilung von Jungspinnen, die zu verschiedenen Zeitpunkten geschlüpft waren, so zeigt sich auch jetzt noch eine Häufung der Hautungen (bei allen Gruppen) an denselben Tagen (S. Abb. 26 a und b - 5.VIII.; a,b und c - 7./8. VIII.; c und d - 14./15.VIII.).

Auch im November fanden die meisten Hautungen innerhalb weniger Tage (zwischen dem 19. und 25. des Monats) statt. Da die Entwicklung nicht mehr synchron verlief, fielen so Hautungen verschiedener Entwicklungsstadien (5.-7. Hautung) in denselben Zeitraum (Abb.27). Bei der Zusammenfassung aller Tiere eines (7.) Entwicklungsstadiums (Abb.28) zeigten sich unterschiedlich lange Intervalle zwischen den Hautungen (15-95 Tage) und ein z.T 26 Tage dauernder Aufenthalt im Hautungsgewebe.

Das Ausbleiben der Hautungen muß von bestimmten Umweltbedingungen abhängen. Da alle Tiere isoliert gehalten worden waren, kann eine gegenseitige Beeinflussung nicht vorliegen. Auch die Ernährung scheidet aus, da die Hautung unterschiedlich lange nach der letzten Nahrungsaufnahme stattfindet. Temperatur und Luftfeuchtigkeit waren in den Zuchten nur geringen Schwankungen unterworfen und scheiden als häutungsbestimmende Faktoren deshalb weitgehend aus. Unter normalen Laborbedingungen nicht regulierbar ist der Luftdruck, der in unseren Breiten besonders im Spätherbst und Winter größere Schwankungen aufweist. Da bei einer Hautung ein

bestimmter Binnendruck erforderlich ist, kann man annehmen, daß dessen Auswirkung durch den herrschenden atmosphärischen Druck beeinflusst werden kann.

Nach Einzeichnen der betreffenden Luftdruckkurve in die Darstellungen der Häutungsverteilungen eines jeden Monats zeigte sich ein annähernd diametraler Verlauf beider Kurven. Am deutlichsten hob sich diese Beziehung im November (1962) ab. Die Konzentration der Häutungen erfolgte hier in einem ausgedehnten und starken Tief, wobei die Häutungskurve die Schwankungen der Luftdruckkurve - wenn auch mit z.T. leichten Verzögerungen wiedergibt. Einem Fallen des Luftdrucks geht dabei eine Zunahme der Häutungen parallel, während sein Steigen die Zahl der Häutungen zurückgehen last.

Auch für die übrigen Monate lassen sich Beziehungen zwischen Häutung und Luftdruck ablesen. Sie sind jedoch weniger deutlich, wahrscheinlich weil die Luftdruckschwankungen entweder weniger extreme Werte erreichten (August) und zum anderen die Spinnen in früheren Stadien möglicherweise auch empfindlicher reagieren (September, Abb. 29 ; Dezember-Kurve s. Abb. 30).

Eingehendere Untersuchungen über die hemmende oder fördernde Wirkung von Luftdruck bzw. Luftdruckschwankungen wurden begonnen. Am Zoologischen Institut der Universität Frankfurt/Main wurde mir durch Herrn Prof. LINDAUER eine Druckkammer zur Verfügung gestellt, die für meine Versuche aber leider nicht genau genug arbeitete. Der Luftdruck war nicht hinreichend regulierbar. Die Untersuchungen wurden deshalb abgebrochen.

III. Die Ursache der hohen Sterblichkeit

Die Aufzucht von Agroeca brunnea vom Ei bis zum adulten Tier war außerordentlich schwierig. In den Jahren 1962 und 1963 erreichten von insgesamt 1147 Jungspinnen lediglich je 2 Männchen und Weibchen das letzte Stadium. Ein Männchen baute ein Spermanetz, verlor bei der Spermaaufnahme einen Fester und verblutete. Ein Weibchen kam zur Eiablage. Die meisten Tiere starben bei den Häutungen. Die Mortalitätsrate stieg vom Sommer zum Winter trotz unterschiedlicher Haltungsbedingungen (kleine Zuchtbehälter, grobe Terrarien mit annähernd natürlichem Substrat, unterschiedliche Tageslangen) stark an.

Eine nur geringe Sterblichkeit zeigten Tiere, die im Sommer halberwachsen gefangen worden waren. Von 23 Spinnen, im Mai 1964 im 5. und 6. Stadium gefangen, erreichten 20 bis zum Herbst das Reifestadium. Von 14 anderen Tieren, die ihren Kokon im Mai 1964 verlassen hatten und schnell heranwuchsen, erlangten 13 das letzte Stadium. Die langsamer sich entwickelnden Tiere gingen genauso wie bei den Zuchten der vorangegangenen Jahre im Herbst und Winter bei Hautungen zugrunde.

Aus diesen Befunden lassen sich folgende Schlüsse ziehen : Die hohe Sterblichkeit der Zuchttiere im Herbst und Winter ist nicht auf unzulängliche Haltungsbedingungen zurückzuführen. Auch eine mögliche Störung des normalen Entwicklungsablaufes als Todesursache scheint nicht vorzuliegen. Da die meisten Tiere während der Hautung starben, die Hautungen weitgehend vom Luftdruck abhängen und dieser im Herbst häufiger als im Sommer kurzfristig stark schwankt, dürfte die hohe Mortalität vor allem auf derartige Druckverhältnisse zurückzuführen sein.

Da nun das freilebende Tier in den Spätherbst- und Wintermonaten, bedingt durch Nahrungsmangel und niedrige Temperatur, inaktiv ist, haben unter natürlichen Bedingungen aber wohl weder der Luftdruck noch andere für den Hautungstermin maßgebliche Faktoren einen wesentlichen Einfluß auf seine Lebensdauer.

IV. Einzelbeobachtungen unter normalen Bedingungen

Da eine Druckabhängigkeit der Hautungen experimentell nicht bewiesen werden konnte, bestand nur die Möglichkeit, die Hautungen einzelner Tiere unter natürlichen Druckbedingungen genau zu beobachten (Einspinnen, Vorbereitung, Sprengen der Haut, Ex-traktion der Beine). In 30 Fällen konnte die Hautung selbst beobachtet werden, in weiteren 9 Fällen konnte der Hautungszeitpunkt annähernd angegeben werden ($\pm$ 2 Std). Bei diesen insgesamt 39 Hautungen konnte 22 mal auch der Beginn der Verfärbung beobachtet werden.

Das Einspinnen in das Gewebe erfolgte ungefähr gleichhäufig bei fallendem und bei steigendem Druck (18:14); in 5 Fällen

war der Druck gleichbleibend gewesen, 2mal wurde kein Hautungsgewebe gebaut.

Die Tiere verfarbten sich in allen beobachteten 22 Fällen nur bei fallendem Druck. Erfolgte das Einspinnen bei gleichbleibendem oder steigendem Druck, so verfarbte sich das Tier gegen Mitte oder am Ende der nächsten Periode fallenden Drucks. Spannte es sich aber bei fallendem Druck ein, trat die Verfärbung entweder noch in dieser Periode oder zu Beginn der nächsten.

Die Haut wurde in 25 Fällen bei stark fallendem Druck gesprengt, 10 Hautungen fanden bei leicht fallendem Druck am Ende einer Periode stark fallenden Drucks statt, 3 weitere nach einer auf stark fallenden Druck folgenden Phase steilen Druckanstiegs bei gleichbleibenden barometrischen Werten. Eine einzige Hautung (von insgesamt 59) fand statt, nachdem sich die fallende Drucktendenz wieder in eine steigende umgewandelt hatte. Dabei verstarb das Tier.

Alle Hautungen, die bei fallendem Druck erfolgten, verliefen sehr schnell und ohne Komplikationen (durchschnittliche Hautungsdauer : 6 min). Für Hautungen bei gleichbleibendem Druck wurde wesentlich mehr Zeit benötigt (15-18 min) und häufig waren die gehäuteten Extremitäten dann verkrüppelt.

Ein Steckenbleiben in der alten Haut ist nicht auf ein teilweises Verkleben von neuer und alter Haut zurückzuführen. Es gelang stets mühelos die Beine mit Hilfe einer Pinzette aus der Hülle zu ziehen. Hatte das sich häutende Tier aber bereits mit seinen Hautungsbewegungen aufgehört, so waren die künstlich befreiten Extremitäten stets verkrüppelt. Vermutlich hatten diese Tiere nicht genügend Kraft, sich schnell genug aus der alten Haut zu befreien, so daß die neue Haut bereits fest und die Gelenke bereits versteift waren, bevor die alte Haut vollständig abgestreift werden konnte.. Die Beine können jedoch nur befreit werden, wenn die neue Haut noch durch den Blutdruck verformt werden kann, so daß durch ihn die Funktion der bei den Spinnen fehlenden Streckermuskel ersetzt werden kann (HOMANN, 1949).

Auf Grund dieser Beobachtungen und des HOMANNschen Befundes scheint der atmosphärische Druck nicht nur häutungsauslösend,

zu sein, sondern den eigentlichen Häutungsvorgang auch direkt zu beeinflussen.

Der Blutdruck wird während der Häutung durch Steigerung der Schlagfrequenz und Vergrößerung des Schlagvolumens auf das $1\frac{1}{2}$ -fache erhöht (normal sind 1,8 atü) (HOMANN, 1949). Dieser Druck ist für die Sprengung der alten Haut und für das Herausziehen der Beine erforderlich. Erfolgt vor Beginn einer bereits eingeleiteten Häutung ein steiler Druckanstieg, so kann - möglicherweise aufgrund der geringer werdenden Unterschiede zwischen Binnendruck (Flüssigkeitsdruck im Tierkörper) und Luftdruck - der Häutungsvorgang nicht mehr normal ablaufen. Oft wird zwar noch die Haut gesprengt, dabei wird aber mehr Energie verbraucht als bei fallendem Luftdruck. Diese Energie fehlt dann möglicherweise beim letzten Häutungsabschnitt, dem Herausziehen der Beine aus der Exuvie.

Ob diese Vorstellungen zutreffen, kann erst in weiteren Experimenten - möglichst an einem günstigeren Untersuchungsobjekt - geprüft werden. Es kann nicht ausgeschlossen werden, daß neben dem Luftdruck auch andere abiotische Faktoren den Häutungstermin mitbestimmen und für das Gelingen der Häutung maßgebend sind.

E. Zusammenfassung

1) Das Paarungsverhalten

Agroeca brunnea leitet die Paarung stets mit einer charakteristischen Werbung ein. Dabei sind deutlich eine Fernbalz, eine Nahbalz und eine zweigliedrige Hauptbalz zu beobachten. Die Kopulation ist eine Laufspinnenkopulation vom GERHARDT'schen Typ II. Die Weibchen verhalten sich passiv. Die Männchen werden durch die Webefäden der Weibchen in sexuelle Erregung versetzt; gerichtete Balz wird nur nach direkter Berührung mit dem Weibchen ausgelöst. Reife können von subadulten Weibchen und von anderen Männchen eindeutig aufgrund einer kurzen Berührung unterschieden werden. Sie selbst und ihre Webefäden scheinen mit einem spezifischen Sexualduft imprägniert zu sein.

Das Spermagewebe wird nachts gebaut. Es ist rechteckig, der Spermatropfen wird in der Mitte des Gewebes abgesetzt und indirekt aufgenommen. Es wurden bis zu 25 Spermatetzbauten einschließlich Spermaabgabe vor der ersten Kopulation beobachtet. Tasterlose Männchen bauten niemals Spermagewebe. Sie werden weder von den Webefäden reifer Weibchen noch von diesen selber in sexuelle Erregung versetzt. Die Möglichkeit einer reafferenten Beziehung zwischen Tastern und Gonaden wird diskutiert.

2) Das Kokonbauverhalten

Der Kokon von Agroeca brunnea unterscheidet sich deutlich von den Gespinnen der übrigen Clubioniden. Er hat die Form eines gestielten Glöckchens und erhält durch eine Zwischenwand eine innere funktionelle Unterteilung in eine Brut- und in eine Hautungskammer.

Die kokonherstellung beginnt mit einem gegen Feuchtigkeitsschwankungen und Erschütterungen sowie gegen Verschiebungen in der Raumlage äußerst empfindlichen Abschnitt (Stielchen-, z.T. Napfbau). Seine leichte Reproduzierbarkeit bietet in der Regel auch nach wiederholter Störung die Gewähr, für einen

vollständigen Kokonbau. Die Verhaltensweisen der 2. Kokonbauphase (nach der Eiablage) sind im Gegensatz zu denen des ersten starr, laufen automatisch ab und sind nicht reproduzierbar. Voraussetzung für das Maskieren des Kokons ist die Beendigung der Spinnhandlungen. Nur das eigentliche Maskieren bedarf eines speziellen Auslösers, nicht das Sammeln des Maskierungsmaterials.

3) Die postembryonale Entwicklung

Das Schlüpfen aus dem Ei, etwa 17 Tage nach der Eiablage, ist mit einer larvalen Häutung verbunden. Dem Ei entschlüpft das 1. Postembryonalstadium als bewegungsunfähiger embryonaler Typus. Das 2. Postembryonalstadium ist verhältnismäßig hoch entwickelt und besitzt bereits Augen. Es verlässt die Eikammer, häutet sich nach einiger Zeit zum 3. Postembryonalstadium, das komplett ist und den Kokon verläßt. Agroeca brunnea benötigt für seine gesamte Entwicklung ca 300 Tage (Ruhepausen nicht mitgerechnet) und erreicht mit der 9. (Männchen) bzw. 10. Häutung (Weibchen) die Reife.

4. Das Hautungsverhalten

Das Hautungsverhalten von Agroeca brunnea wird beschrieben. Aufgrund von Massenbeobachtungen und Einzeluntersuchungen wird eine Abhängigkeit der Hautungen von den Luftdruckbedingungen vermutet. Danach finden Hautungen stets bei fallendem Druck statt, während steigender Druck auf hautungsbereite (d.h. im Hautungsgewebe eingesponnene) Tiere hemmend wirkt. Ein Versuch, die Druckabhängigkeit der Hautungen mit Hilfe programmierter Drucksituationen zu prüfen, wurde unternommen, blieb jedoch mangels geeigneter technischer Voraussetzungen ohne Erfolg.

F. Literaturverzeichnis

- BERLAND, L. (1925) : L'instinct maternel chez les Araignées
Rev. sci 63 (6)
- BERTRAU, Ph. (1880) : Verzeichnis der bisher bei Bonn beobachteten Spinnen
Verh. Nat. Ver. Rheinl.-Westf., Bd 37
- BLACKWALL, J. (1845) : Report on some Recent Researches into the structure, function and oeconomy of the Araneida made in Great Britain
Rep. Brit. Assoc. Adv. Sci 14 and :
Researches into the structure, function and oeconomy of the Araneida
Ann. Mag. Nat. Hist. 15
- BLOMER, Ch. (1829) : A singular Nidus
Ann. Nat. Hist., 2, p. 303
- BONNET, P. (1955/56) : Bibliographia Araneorum, 2 (1), 2 (2)
Toulouse
- BRAUN, R. (1958) : Die Spinnen des Rhein-Maingebietes und der Rhein-Pfalz
Jb. Nass. Ver. Natk. 93,94
- BRAUN, R. (1958) : Das Sexualverhalten der Krabbspinne *Diaea dorsata* (F) und der Zartspinne *Anyphaena accentuata* (WALCK.) als Hinweis auf ihre systematische Eingliederung
Zool. Anz. 160
- BRAUN, R. (1959) : "Übersprungsverhalten" bei echten Spinnen
Verh. dtsh. zool. Ges.

- BRAUN, R. (1960) : Neues zur Spinnenfauna des Rhein-Main-Gebietes und der Rhein-Pfalz
Jb. Nass. Ver. Natk. 95
- BRISTOWE, W.S. (1929) : The Mating Habits of Spiders with special References to the Problems surrounding Sex-Dimorphism
Proc. Zool. Soc. Lond.
- BRISTOWE, W.S. (1930) : A Supplementary Note on the Mating Habits of Spiders
Proc. Zool. Soc. Lond., pt. 1,2
- BRISTOWE, W.S. (1958) : The World of Spiders
The new Naturalist
- DAHL, F. (1908) : (Spinnenkokon)
Naturw. Wochenschr. (N.F.) 7 (41)
- DAHL, F. (1912) : Über die Fauna des Pfälzgebietes
Beitr. Naturdenkmalspfl. 3
- ENGELHARDT, W. (1964) : Die mitteleuropäischen Arten der Gattung *Trochosa* C.L. KOCH, 1818 (Araneae, Lycosidae). Morphologie, Chemotaxonomie, Biologie, Autökologie
Z. Morph. Ökol. 54 (3)
- FAGE (1926) : Sur quelques Araignées de Madagascar nouvelles ou peu connues et sur leur curieuse industrie
Arch. zool. expér., 65. N. et R., pp. 5-17
- GERHARDT, U. (1924) : Neue Studien zur Sexualbiologie und zur Bedeutung des sexuellen Größendimorphismus der Spinnen
Z. Morph. Ökol. 1
- GERHARDT, U. (1928) : Biologische Studien an griechischen, korsischen und deutschen Spinnen
Z. Morph. Ökol. 10

- GERHARDT, U. und
KAESTNER, A. (1937) : Araneae in : W. KJÖRGAARD, Handbuch der Zoologie, Bd. III, 2. Hälfte, Berlin
- HASSELT, A.W.M. van (1876) : Histoire d'un cocon d'arignée Arch. néerl. Tome 11
- HASSELT, A.W.M. van (1878) : Fleischformige cocon van Agelena brunnea BLACKWALL Tijdschr. Ent. 21, p. LXXII - LXXIII
- HASSELT, A.W.M. van (1880) : Nog iets over de cocon van Agroeca-soorten Tijdschr. Ent. 23, p. XI - XII
- HASSELT, A.W.M. van (1886) : Catalogus Araneorum hucusque in Hollandia inventarum Hagae Comitatus apud Martinum NIJHOFF
- HOLM, Ake (1941) : Entwicklung und Entwicklungsbiologie der Spinnen Zool. Bidrag fran Uppsala 19
- HOMANN, H. (1949) : Blutdruck und Häutung bei Spinnen Naturw. 39 (1)
- KIRBY (1829) : The nidus on a rush Mag. Nat. Hist. 2
- KULEMANN, E. (1961) : Der Eierkokonbau von Cyrtophora citricola FORSK. Zool. Jb. (Syst.) 89
- LABOULBENE (1873) : Note sur le cocon de l'Agroeca brunnea Ann. Soc. ent. Fr. (5) 3 Bull. p. LXXXIII, p. CXIV
- LOCKET & MILLIDGE (1951) : British Spiders 1 London, Ray Society
- LUCAS, H. (1870) : Note sur un Thomisus citrinus et un Attus Doumerci Ann. Soc. ent. Fr. (4) 10, Bull.
- LUCAS, H. (1873) : Note sur le cocon de l'Agroeca brunnea Ann. Soc. ent. Fr. (5) 3, Bull.

- MELCHERS, M. (1963) : Zur Biologie und zum Verhalten von *Cupiennius salei* (KAYSERLING), einer amerikanischen Ctenide
Zool. Jb. (Syst.) 91
- MENGE, A. (1866-1877) : Preussische Spinnen
Schriften d. ntf. Ges. i. Danzig, Teil I-IV
- NIELSEN, E. (1932) : The Biology of Spiders, Vol. I+II
Copenhagen
- PECKHAM (1889) : Observations on Sexual Selection in Spiders of the Family Attidae
Occ. Pap. Nat. Hist. Soc. Wisc. 1 + Sep. Milwaukee
- REIMOSER, E. (1937) : Clubionidae in : DAHL, Die Tierwelt Deutschlands, 33, Jena
- SAVORY, Th. (1931) : Arachnida in : PYCRAFT (W.P.) : The Standard Natural History from Amoeba to Man
London
- SCHEFFER, Theo H. (1905) : The cocooning habits of spiders
Kans. Univ., Sci. Bull. III (2)
- TRETZEL, E. (1954) : Reife- und Fortpflanzungszeit bei Spinnen
Z. Morph. Ökol. 42
- TRETZEL, E. (1956) : Intragenerische Isolation und interspezifische Konkurrenz bei Spinnen
Z. Morph. Ökol. 44
- TULLGREN, A. (1946) : Svensk spindelfauna (fam. 5.-7.)
Utg. av Ent. För. Stockholm
- WAGNER, W. (1894) : L'industrie des Araneina
Mém. de l'Acad. imp. des Sci de Petersb. (7), Vol. XLII
- WALCKENAER (1837) : Histoire naturelle des Insectes Aptère. Tome I
Paris
- WANDSWORTH (1829) : A nidus on a rush
Mag. Nat. Hist. 2



Abb. 1 : Das Männchen läuft mit schlagenden Vorderbeinen umher : Fernvorspiel



Abb. 2 : Das Männchen sitzt vor dem Weibchen und reißt die Vorderbeine 2mal hintereinander nach oben (Hauptbalz)



Abb. 3 : Die Beine werden kräftig nach hinten gerissen, das Abdomen unter Zittern gesenkt (Hauptbalz)

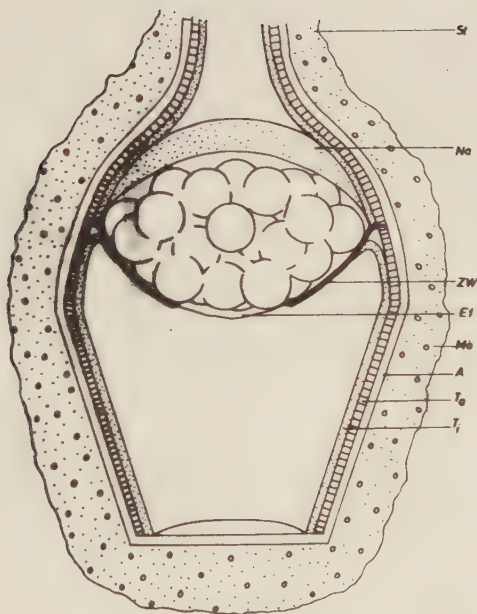


Abb. 4 : Längsschnitt durch den Kokon von *Agroeca brunnea*.
 A Außenwand, Ef Eiablageflüssigkeit, Mö Mörtelschicht, Na Napf-auspolsterung, St Stielchen, T_e, T_i Außenschicht und Innenschicht der Tapete, ZW Zwischenwand

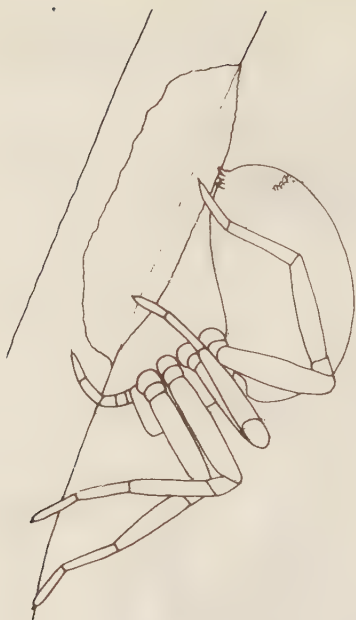


Abb. 5 :
Näpfen einer Haftplatte

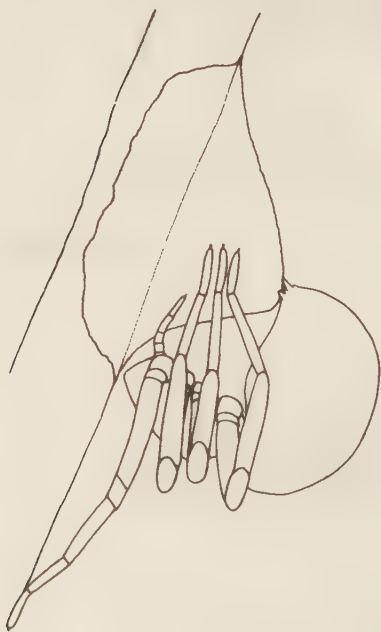


Abb. 6 :
Spinnen des Wulstes

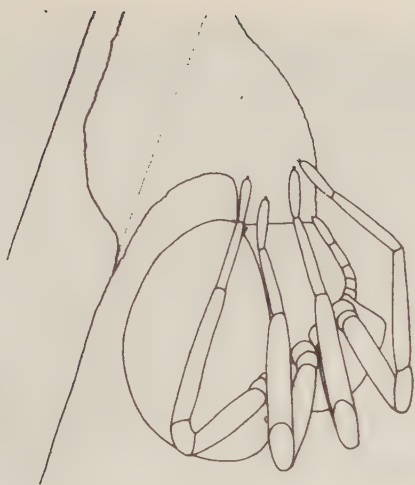


Abb. 7 :
Stielchen-Bau

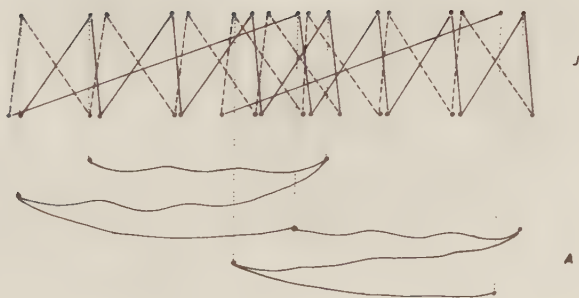


Abb. 8 : Textur des Gewebes von Stielchen, Napf und Tapete
(Schema). A Außenschicht, I Innenschicht



Abb. 9 : Auspolstern des Napfes



Abb. 10 : Zwischenwand-Bau



Abb. 11 : Spinnen der Tapete



Abb. 12 : Spinnen der Tapete, letztes Drittel



Abb. 13 : Spinnen der Außenwand



Abb. 14 : Maskieren des kokons



Abb. 15 : Der fertig maskierte Kokon. Die hier sichtbaren Faden sind Sicherungsfaden; die Sandkörnchen sind nicht miteinander versponnen.

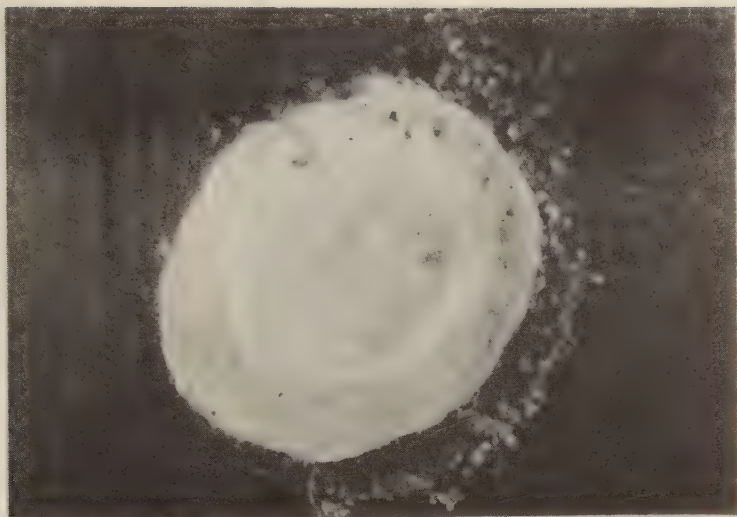
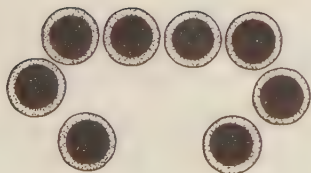


Abb. 16 : Napfauspulsterung nach der Eiablage : die Schicht
ist deutlich wellig



a)



b)

Abb. 17 :
a) Augenstellung des 2. Post-
embryonalstadiums unmittel-
bar nach der Häutung.
b) Augenstellung des 3. Post-
embryonalstadiums. Eng
punktiert: die Pigmentierung



Abb. 18 :
2. Postembryonalstadium

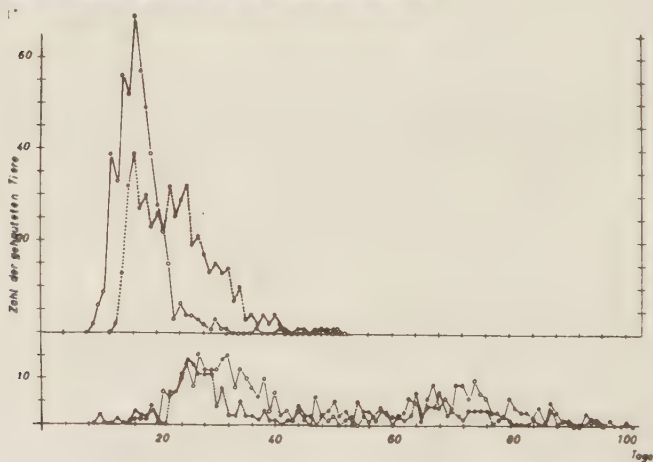


Abb. 19 : oben: Häutungsabstände zwischen Verlassen des Kokons und 4. Häutung (—) u. zwischen 4. und 5. Häutung (-----).
unten: Abstände zwischen 5. und 6. (—) und zwischen 6. und 7. Häutung (-----)



a)



b)

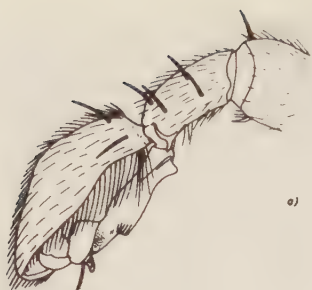


c)

Abb. 20 :
Entwicklung der Epigyne :
a) nach der 7. Häutung
b) nach der 8. Häutung
c) nach der 9. Häutung



Abb. 22 :
Epigyne des adulten Weib-
chens (nach d. 10. Häutung)



a)



b)

Abb. 21 :
redipalpus des adulten
Männchens. a) Taster-
innenseite, b) Taster-
außenseite

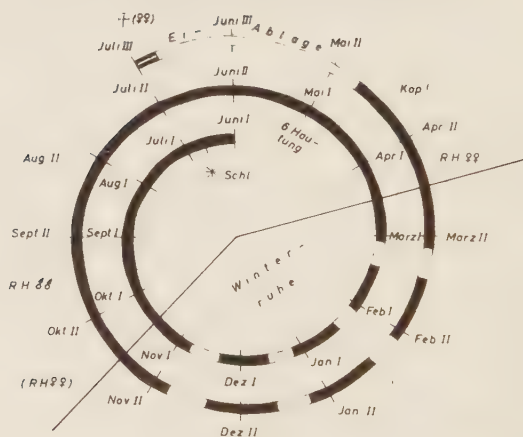


Abb. 23 : Entwicklungszyklus von *Agroeca brunnea* Bl.
(Kop! kopulation, R.H. Reifehäutung, Schl.
Schlüpfen aus dem Kokon)

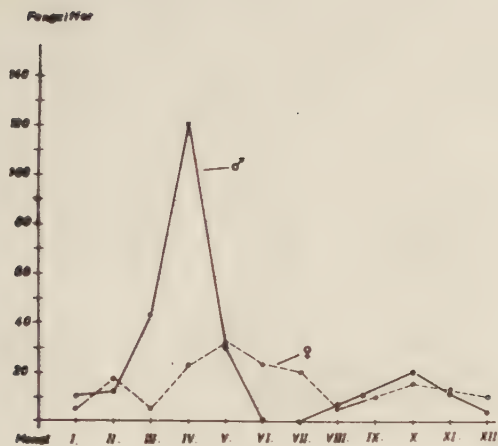


Abb. 24 : Phanologische Kurve von *Agroeca brunnea*
(n. TRETZEL, 1954)

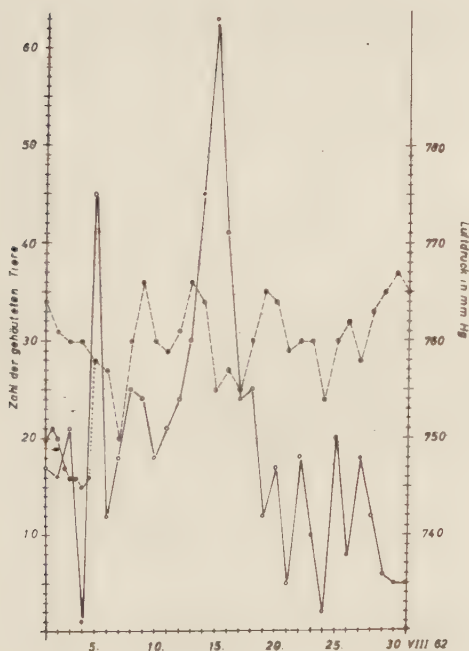


Abb. 25 :
Häutungsverteilung im
August 1962
• - - • Luftdruck Bremen
○ - - ○ Häutungen
● - - ● Luftdruck Göttingen

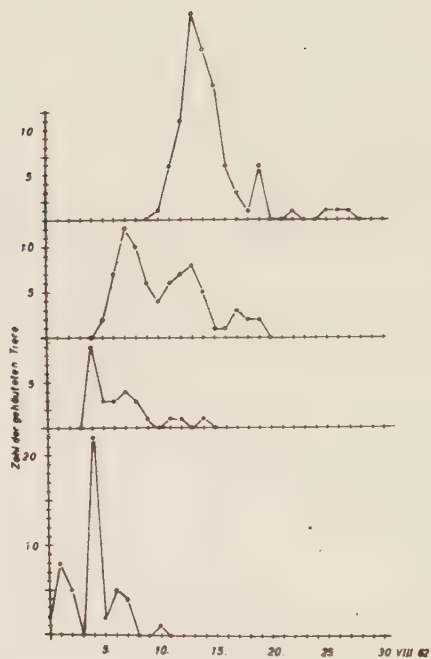


Abb. 26 : Hautungsverteilung im August 1962 (von unten nach oben): a) geschlüpft am 20.7., b) am 24.7., c) am 25.7. und d) am 29.7.. Es wurden jeweils Tiere gleichen Alters zusammengefaßt (4. Hautung)

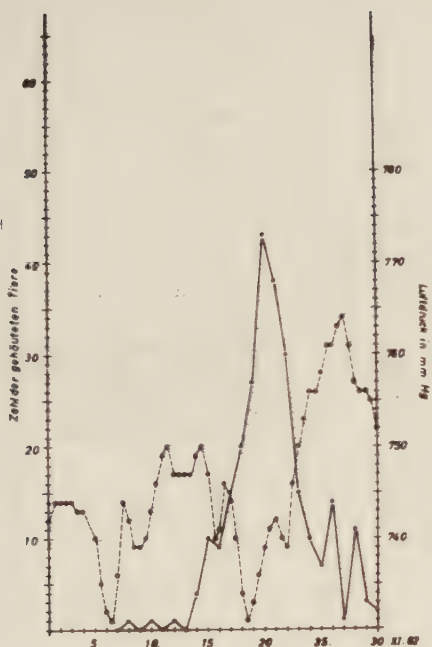


Abb. 27 :
Häutungsverteilung im
November 1962 (Tiere
aller Stadien)
•---• Leibdruck
—•— Häutungen

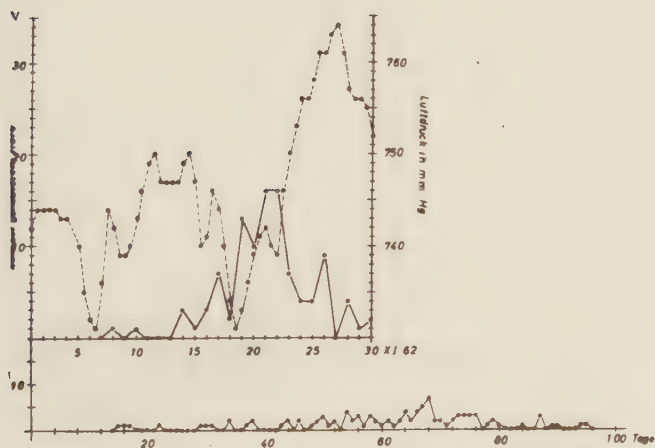


Abb. 28 : Häutungsverteilung im November 1962 von Tieren
gleichen Häutungsalters (7. Häutung)
darunter : die Intervalle zwischen der 6. und 7.
Häutung

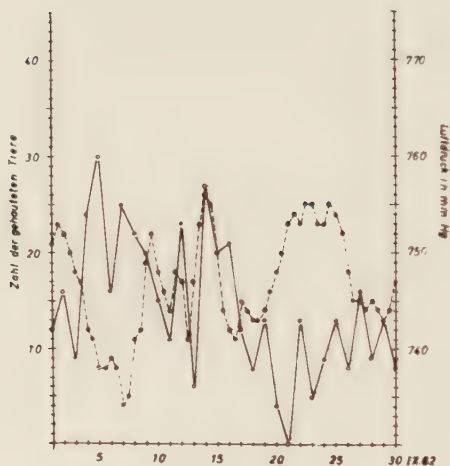


Abb. 29 :
Häutungsverteilung im
September 1962 (Tiere
aller Stadien)

• - - - • Luftdruck
○ — — — ○ Häutungen

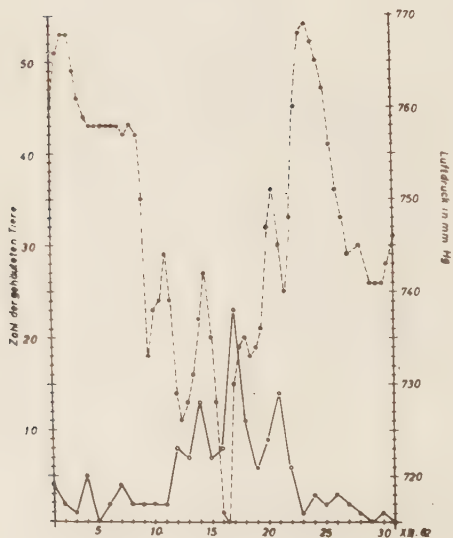


Abb. 30 :
Häutungsverteilung im
Dezember 1962 (Tiere
aller Stadien)

• - - - • Luftdruck
○ — — — ○ Häutungen

Tab. 1 : Kokonbauzeiten (in min)

Haft- platte	Wulst	Stiel- chen	Napf	Blab- lage	Tapete	Umspin- nen	Ge- samt
-	-	9	10	1	22	12	68
15	7	3	11	45 sec	25	16	77
11	9	10	12	1	22	26	91
x	-	8	10	1	20	18	70+x
9	8	4	8	1	22	-	69
9	-	7	15	1	28 ^L	-	61
11	7	3	11	1	25	16	73
x	5	10	12	1	22	25	75+x
x	-	9	10	1	20	18	58+x
9	8	4	9	1	22	17	70
8	8	6	9	1	21	-	53
7	10	6	9	1	18 ^L	-	61
8	-	6	9	90 sec	22	10	57
17	-	8	8	1	16	8	57
11	-	12	10	90 sec	25	15	75
10	-	17	(31)	1	17	4	80
13	14	7	12	1	20	8	75
26	10	-	7	1	32	-	76
x	-	10	9	1	15	3	30+x

() Wert einschließlich Unterbrechungen

L Leerlauf

x nicht beobachtet

- Bauphase ausgefallen

Tab. 2 : Abhängigkeit der Entwicklungsdauer von der Temperatur (mittlere Maximaltemperatur)

Kokonbau	Verlassen d. Kokons	Mittl. Max.-Temp.	Entw.-Dauer
28.03.63	03.05.63	21,9°C	36 Tage
19.04.63	04.06.63	19,8°C	46 Tage
01.07.63	27.07.63	22,5°C	27 Tage

Tab. 3 : Vergleich der Außen- und Raumtemperaturen 1963

Monat	Raumtemperatur (Mittel)		Außentemperatur	
	Max	Min	Max	Min
Juli	22,4°C	20,4°C	22,6°C	12,5°C
August	23,2°C	19,6°C	20,6°C	11,8°C
Sept.	21,0°C	17,7°C	18,8°C	10,7°C

Lebenslauf

Ich, Helga Lütters, wurde am 9 Juni 1937 als Tochter des Kaufmanns Louis Dieck und seiner Ehefrau Ella, geborene Bokelmann in Bremen geboren. Seit dem 4. März 1965 bin ich mit Wolfhard Lütters aus Celle verheiratet.

Von 1943 bis 1945 besuchte ich die Volksschule in Blankenburg am Harz, von 1945 bis 1949 die Volksschule an der Oderstraße in Bremen, ab 1949 das Gymnasium am Leibnizplatz in Bremen, an dem ich am 19. Februar 1957 die Reifeprüfung ablegte.

Ich begann mein Studium in Biologie, Chemie und Geographie im Sommersemester 1957 in Freiburg/Breisgau. Seit dem Sommersemester 1958 studierte ich an der Georg-August-Universität in Göttingen.

Helga Lütters, geb. Dieck

BAMBERGER FOTODRUCK · RUDOLF RODENBUSCH
8600 BAMBERG · Markusplatz 22 · Tel.: 09 51/6 2794